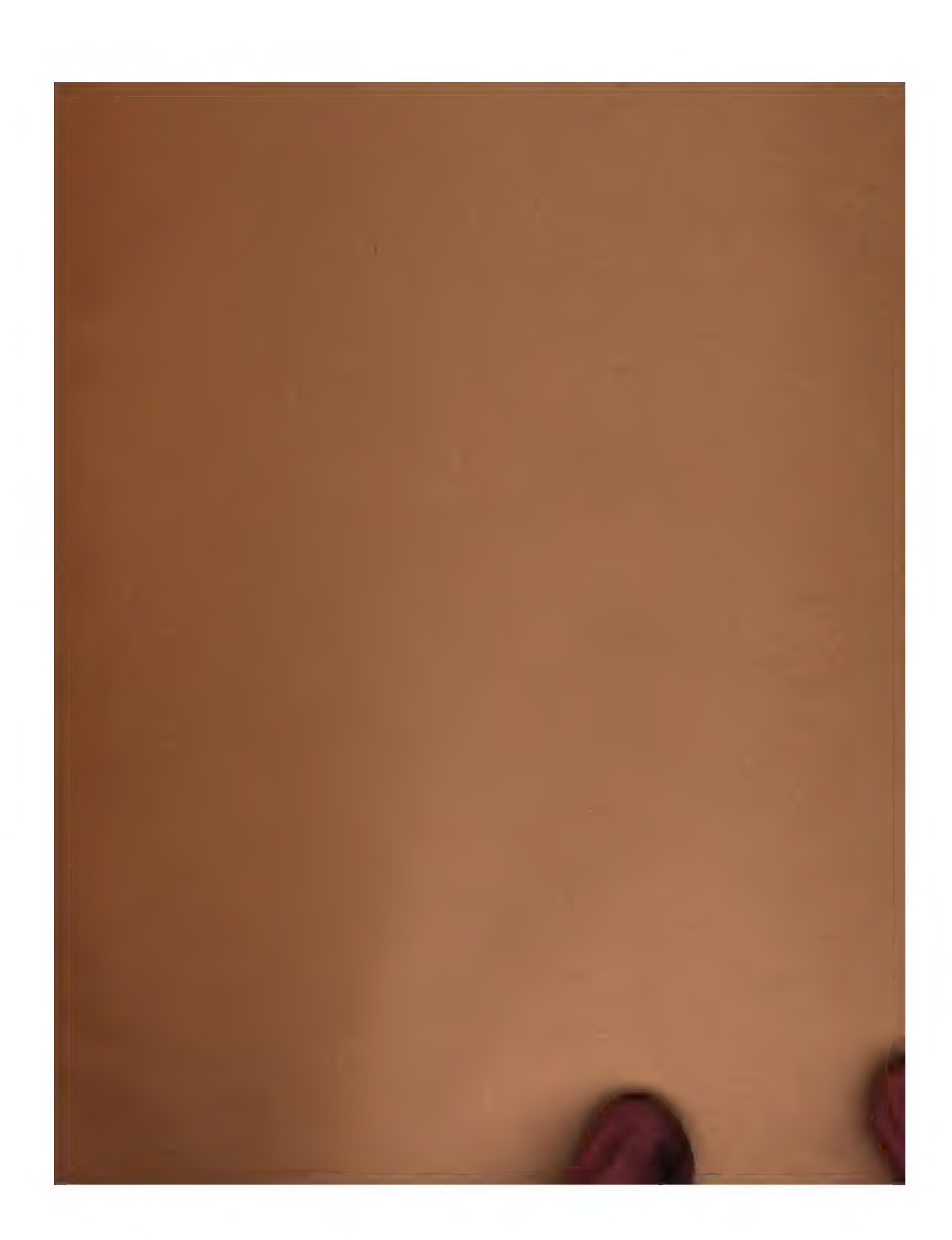



Stanford University Libraries
3 6105 010 953 620









JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

W. Pfeffer und **E. Strasburger**

Professor an der Universität Leipzig — Professor an der Universität Bonn

---

Dreiunddreissigster Band

Mit 8 lithographirten Tafeln und 20 Textabbildungen

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1899

Inhalt.

Verzeichniss der Tafeln.

Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichniss.



Beiträge zur Biologie parasitärer Pilze.

Von

M. Nordhausen.

Einleitung.

Die Untersuchungen Miyoshi's[1]) haben uns gezeigt, dass chemotropische Reize für das Durchbohren fester Membranen durch Pilzhyphen von hoher Bedeutung sind und dass bei der Infection pflanzlicher Gewebe durch parasitäre Pilze dieselben Reizvorgänge zum Mindesten eine Hauptrolle spielen. Besonders wichtig war, dass auf künstlichem Wege selbst Pilze, die sonst nur saprophytisch leben, zum Eindringen in Blätter gebracht werden konnten. Angesichts dieser Resultate war es naheliegend, die Vorgänge, wie sie sich bei einer Infection in der Natur abspielen, einer genaueren Untersuchung zu unterwerfen. Als specielle Aufgaben kommen in Betracht, die bei dem Infectionsvorgange mitspielenden Factoren genauer zu zerlegen, ferner die Erscheinungen des specialisirten Parasitismus sowie des epidemischen Auftretens eines Parasiten unserem Verständniss näher zu führen. Als ein Beitrag zur Lösung dieser Fragen soll nachstehende Studie dienen. Wenngleich ich selbst durch äussere Umstände genöthigt war, mich auf eine kleinere, ernährungsphysiologisch aber scharf umgrenzte Pilzgruppe, wie es die facultativen Parasiten De Bary's resp. Hemisaprophyten v. Tubeuf's sind, zu beschränken, so dürften doch einzelne Schlussfolgerungen auch für die echten Parasiten zutreffend sein.

Als Ausgangspunkt für meine Versuche dienten, wie ich bereits erwähnte, die Ergebnisse der Miyoshi'schen Arbeit. Zur kurzen Information seien die beiden Hauptversuche genannten

1) Miyoshi, Die Durchbohrung von Membranen durch Pilzfäden. Jahrb. f. wiss. Botanik 1895, p. 269 ff. — Ueber Chemotropismus der Pilze. Botan. Zeitung 1894, p. 22.

Autors wiedergegeben. Es wurden Epidermisstücke oder künstliche Cellulosehäute flach auf die Oberfläche einer Lösung des Reizstoffes gelegt und auf der anderen Seite die Sporen des Pilzes ausgestreut. Bei dem anderen Versuche wurden Blätter mit schwachen Lösungen von Zucker, Pepton etc. injicirt. Auf der Blattoberfläche wachsende Mycelfäden drangen hierbei entweder durch die Spaltöffnungen oder direct durch die Epidermis in das Blattinnere. Benutzt wurden ausser *Botrytis* die gewöhnlichsten Schimmelpilze, wie *Penicillium*, *Aspergillus* etc.

Es ist klar, dass mit dem Chemotropismus keinesfalls alle Bedingungen zu einem Eindringen gegeben sind, dass vielmehr von dem Momente der Keimung an bis zu dem Augenblicke einer thatsächlichen Erkrankung des Wirthes eine ganze Reihe complicirter Vorgänge stattfindet. Um einen Ueberblick zu geben, möchte ich die wichtigsten Factoren, so weit man denselben aus Analogieschlüssen Bedeutung beizulegen berechtigt ist, anführen. Nach der Keimung, die in ihrer Abhängigkeit von noch unbekannten Factoren schon allein ein complicirtes Phänomen darstellt, sucht der Keimling durch Bildung von Appressorien sich ein Widerlager zu schaffen. Die Durchbohrung selbst ist wiederum abhängig von der Bildung von Enzymen und gewissen Kraftleistungen. Als Richtungsreize kommen Chemotropismus, Hydrotropismus etc. in Betracht. Es spielt ferner die Disposition des Wirthes sowie des Parasiten, endlich die Reaction der Wirthspflanze eine Rolle. Erscheinungen, wie Nutationen der Keimlinge u. s. w., sind ebenfalls nicht ausser Acht zu lassen.

Was die Arbeitsweise anbetrifft, so habe ich mich zunächst mit einem bestimmten Vertreter der genannten Pilzgruppe beschäftigt, um nach Klarlegung seiner Lebensweise aus den künstlich angestellten Versuchen Schlüsse auf die natürlichen Verhältnisse zu ziehen.

I. Unter welchen Umständen und auf welche Weise erfolgt eine Infection durch *Botrytis cinerea*?

1. *Botrytis cinerea*[1]), der Pilz, mit dem ich mich zunächst beschäftigen werde, gehört als Conidienform zu jener Gruppe von

1) Zur genaueren systematischen Stellung dieses Pilzes sei noch Folgendes bemerkt: *Botrytis cinerea* wird als Conidienform zu *Peziza Fuckeliana* gestellt, wenngleich nach Brefeld (Mykolog. Unters., X, p. 315) ihre Zugehörigkeit insofern anfechtbar

Discomyceten, welche unter dem Namen Sclerotinien hinlänglich bekannt sind. Ernährungsphysiologisch gehört er sowie die meisten übrigen Vertreter dieser Gruppe zu den Saprophyten, die jedoch unter gewissen Umständen lebende Pflanzen als Parasiten befallen und an denselben bedeutenden Schaden anrichten können. Ein derartiges Verhalten wird von v. Tubeuf[1]) als Halbsaprophytismus bezeichnet gegenüber dem facultativen Parasitismus De Bary's. Ich habe speciell diesen Pilz für meine Untersuchungen ausgewählt, weil er einerseits sich durch häufiges Vorkommen sowie durch gute Keimfähigkeit seiner Sporen vortheilhaft auszeichnet, andererseits ebenso wie seine nächsten Verwandten als Untersuchungsobject für ähnliche Fragen bereits gedient hat.

Als grundlegend in dieser Richtung ist die Arbeit De Bary's: „Ueber einige Sclerotinien und Sclerotienkrankheiten"[2]) zu nennen, in der zum ersten Male einige Bedingungen der Infection in ihrer Abhängigkeit von der Disposition des Wirthes sowie Parasiten klargelegt wurden. Es zeigte sich, dass die Keimlinge der Ascussporen von *Sclerotinia Libertiana (Peziza sclerotiorum)* nur dann

---

ist, als es nicht gelungen ist, aus ihren Sklerotien Becherfrüchte zu ziehen. Nach De Bary (Botan. Zeitung 1886, No. 22—27, Sclerotinien etc.) soll nun *Peziza Fuckeliana* allein sich durch diese Conidienfructification auszeichnen und gerade hierin ein charakteristischer Unterschied von der *Sclerotinia sclerotiorum* (*Peziza Libertiana*) bestehen. Dagegen hat Frank (Krankheiten der Pflanzen, I. Aufl., p. 531; vergl. II. Aufl.) als Urheber einer Sklerotienkrankheit des Rapses einen Pilz beschrieben, der mit *Peziza Libertiana* identisch sein soll, indessen auch eine *Botrytis*-Form besitzt. Letztere wird in genanntem Werke (Aufl. II) als *Botrytis cinerea* abgebildet, was zur Aufhellung der schon an und für sich unklaren Verhältnisse nicht gerade beiträgt. Auch Marshall Ward (l. c.) hat eine durch eine nicht näher bestimmbare *Botrytis* verursachte Krankheit beschrieben, welche v. Tubeuf (l. c.) unter *Peziza Fuckeliana* anführt, womit ich mich nicht einverstanden erklären möchte. Nach seinem Verhalten dürfte derselbe vielmehr zu jenem schon genannten „Rapspilz" zu stellen sein, womit jedoch die Zugehörigkeit beider zu der *Peziza* (*Sclerotinia*) *sclerotiorum* nicht als erwiesen betrachtet werden soll, da ausser der *Botrytis*-Frage z. B. das Eindringen der Ascosporen auf einen Unterschied hindeutet. Von der gewöhnlichen *Botrytis cinerea* unterscheidet sich der von Ward beschriebene Pilz sowohl durch das Eindringen der Keimlinge, als auch in seiner Wirkung auf das Gewebe des Wirthes, zwei Punkte, welche ich noch zu erwähnen haben werde. Nach Allem scheinen also zwei *Botrytis*-Formen zu existiren, welche bei sich gleichender äusserer Gestaltung, physiologisch deutlich erkennbare Unterschiede zeigen. Der von mir benutzte Pilz, den ich von den verschiedensten Pflanzen und Standorten zu meinen Versuchen sammelte, dürfte mit dem von Kissling (l. c.) beschriebenen identisch sein.

1) Pflanzenkrankheiten, p. 6. Berlin 1895.

2) Botan. Zeitung 1886, p. 377 ff.

in ein lebendes Gewebe eindringen können, wenn eine genügende saprophytische Ernährung vorausgegangen war. Das Eindringen selbst ging derart vor sich, dass die Hyphen durch Secretion eines enzymartigen Stoffes das Gewebe des Wirthes vorher auflockerten. Auf weitere Einzelheiten werde ich noch zurückzukommen haben. Sodann hat Kissling[1]) für *Botrytis cinerea* selbst einige Angaben über die Infection dieses Pilzes gemacht. Es war zu constatiren, dass Narben sowie Antheren von einer Anzahl von Pflanzen durch Conidien leicht zu inficiren waren (bisweilen auch Blüthen in der Knospe), nicht dagegen die Blätter; höchstens war an den jüngsten Theilen ein Auftreten brauner Flecke zu beobachten, bei vorheriger saprophytischer Ernährung dagegen trat eine Infection ein. Im Uebrigen macht dieser Autor darauf aufmerksam, dass die Sporen je nach dem Substrat, auf dem sie entstanden waren, ein verschiedenes Verhalten in Bezug auf ihre Infectionstüchtigkeit zeigten. Eingehend hat auch Marshall Ward[2]) eine *Botrytis* untersucht, welche als Parasit auf *Lilium candidum* epidemisch aufgetreten war. Die ihr zugehörige Pezizenform konnte nicht festgestellt werden. Wurden Sporen in Wasser auf die Hüllblätter noch geschlossener Blüthen gebracht, so keimten dieselben bald; die Keimschläuche drangen in das Gewebe des Wirthes ein, nachdem dasselbe durch ein an der Spitze austretendes Enzym getödtet und aufgelockert worden war. Auch für *Botrytis Douglasii*, eine noch nicht näher festgestellte Conidienform[3]), konnte von v. Tubeuf[4]) eine Infectionsfähigkeit junger Triebe der Douglastanne festgestellt werden. Ausserdem existiren noch eine Anzahl kürzerer Angaben verschiedener Autoren, in Bezug auf welche ich, da sie für die folgenden Untersuchungen von untergeordneterer Bedeutung sind, auf die Handbücher der Pflanzenkrankheiten, speciell das von Frank (1896) hinweisen möchte[5]).

---

1) Kissling, Zur Biologie der *Botrytis cinerea*. Hedwigia 1889, Heft 4, p. 227 bis 256, speciell 255.

2) On a lily-disease: Annals of Botany 1888, Vol. II, p. 319—382.

3) Vielleicht *Botrytis cinerea*, vergl. v. Tubeuf, Pflanzenkrankheiten, p. 283.

4) Beiträge zur Kenntniss der Baumkrankheiten, p. 4—8. Berlin 1888.

5) Vergl. noch C. Wehmer, Kleinere mykologische Mittheilungen, No. VII. Centralbl. f. Bakteriologie, Parasitenkunde etc., Abth. II, Bd. IV, 1898, p. 193. — Durch *Botrytis* hervorgerufene Blattfaule der Zimmerpflanzen. Zeitschrift f. Pflanzenkrankheiten, herausgeg. von Sorauer, Jahrg. 1894 (Orig.). — Ausserdem von anderen Autoren kleinere Referate u. Notizen in den Jahrgängen d. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., hrsg. von Sorauer.

2. Für meine Untersuchungen kam es zunächst darauf an, der Frage näher zu treten, ob und in wie weit aus Conidien von *Botrytis cinerea* gezogene Keimlinge fähig sind, ohne vorherige saprophytische Ernährung in die Gewebe einer anderen Pflanze einzudringen. Hand in Hand hiermit würde gegebenen Falls eine Prüfung der Art und Weise, in welcher das Eindringen stattfindet, gehen. Die Angaben Kissling's lassen in dieser Hinsicht einen sicheren Schluss nicht zu; wenigstens wäre es sehr wohl denkbar, dass speciell die nur sehr kurzlebigen Antheren zu einer vorherigen saprophytischen Ernährung als Substrat gedient hätten[1]). Betreffs der Infection der Knospen der Douglastanne macht Behrens[2]) auf eine ähnliche Bedeutung der Knospenschuppen aufmerksam.

Vor Allem konnte ich bestätigen, dass eine Infection von älteren Blättern durch Auftragen der Sporen in einem grösseren Wassertropfen nicht möglich war. Die Keimlinge bildeten unter Umständen ein weit verzweigtes Mycel, dessen Hyphen gelegentlich Appressorien zeigten. Eine Schädigung des Wirthes trat aber niemals ein. Der Mangel an Nährstoffen machte sich hauptsächlich an dem geringen Durchmesser der Hyphen bemerkbar. Von diesem negativen Resultat ausgehend, kam es mir darauf an, die einer Infection ungünstigen Eigenschafteu der Epidermis zu beseitigen.

Der einfachste Fall wäre der, die Epidermis durch ein Messer ganz zu entfernen und die Wunde selbst zu inficiren. Hierbei konnten jedoch nur fleischige Gewebe wie Stengel oder Kotyledonen von genannter Beschaffenheit benutzt werden. Da derartige Wunden ausserordentlich leicht austrocknen, musste für hinreichende Feuchtigkeit gesorgt werden. Das Resultat ergab eine Infection, die meist mit dem Tode der ganzen Pflanze endigte, analog dem häufig vernichtenden Auftreten des Pilzes in Stecklingsbeeten[3]). Diese Ergebnisse sind aber für die Beantwortung unserer Frage insofern nicht einwandsfrei, als die die Wundflächen bedeckenden Reste der durch den Schnitt zerstörten Zellen dem Pilz Gelegenheit zu vorhergehen-

---

1) Da Pollenkörner in reinem Wasser sehr leicht platzen, so kann schon bei hinreichender Feuchtigkeit dem Pilz zu saprophytischer Ernährung Gelegenheit gegeben werden.

2) J. Behrens, Phytopathologische Notizen I. Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten, hrsg. von Sorauer, 1895 (Orig.).

3) Vergl. auch: P. Viala, Une maladie des greffes-boutures. Revue générale de bot., 1891. Ref. in Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten, Jahrg. 1892.

der saprophytischer Ernährung gegeben haben[1]). Ich schlug daher einen anderen Weg ein und zwar den der Injection.

Sporen von *Botrytis* wurden in einem Reagenzglase mit sterilisirtem Wasser durchschüttelt und diese Flüssigkeit durch eine ausgezogene Glascapillare mit daran befestigtem Gummiballon unter die Epidermis nicht zu dünner Blätter injicirt. Am leichtesten geschah dies längs der Hauptnerven. Mit einiger Vorsicht war es hierbei möglich die Schwammparenchym-Intercellularen ganzer Blatthälften mit diesem „Sporenwasser“ zu füllen. Wurden derartig behandelte Pflanzen für die nächste Zeit in nicht zu feuchter Luft gehalten, so war nach ca. 1—2stündigem Stehen das gesammte Wasser absorbirt, ohne Schädigung des Blattes, wie ich mich an Controlexemplaren überzeugen konnte. Auf diese Weise war es möglich, Sporen in grössere Entfernung der in diesem Falle überhaupt nur kleinen Wunde zu bringen[2]). Auch die Markhöhlen verschiedener krautiger Pflanzen wurden in ähnlicher Weise benutzt. In grösserer Entfernung von der Injectionsstelle musste jedoch eine kleine Oeffnung gemacht werden, um der zu verdrängenden Luft einen Ausweg zu verschaffen.

In beiden Fällen war das Ergebniss positiv. Bei *Vicia Faba* speciell, welche hauptsächlich als Versuchsobject diente, wurden in den Blättern die den Nerven am nächsten gelegenen Partien schwarz und starben ab, während das Mycel des Pilzes dieselben durchwucherte. Bei Infection des Stammes trat zunächst auch eine Schwärzung auf, bald aber knickte derselbe in Folge weiteren Vordringens des Pilzes um.

Aus diesen Versuchen war also hervorgegangen, dass unter gewissen Umständen die *Botrytis*-Keimlinge ohne vorherige Ernährung lebende Gewebe inficiren können und dass zum mindesten die specifischen Eigenschaften einer Epidermis für das Nichtzustandekommen einer Infection verantwortlich zu machen sind. Am naheliegendsten war es demnach, das Verhalten an Blüthen zu verfolgen, da deren Theile meist einer dickwandigen Epidermis entbehren. Antheren liessen sich leicht inficiren, und eine derartige Infection genügte auch, um nicht nur die ganze Blüthe, sondern sogar die

---

1) Wenn De Bary durch Wunden keine Infection der *Sclerotinia sclerotiorum* erzielen konnte, so vermuthe ich, dass Mangel an Feuchtigkeit das Misslingen des Versuches verursacht hat. Vergl. l. c., p. 397.

2) Voraussetzung ist natürlich, dass die Sporen nicht zu gross, umgekehrt die Intercellularen nicht zu klein sind.

ganze Pflanze zu vernichten. Bald aber konnte ich auch beobachten, dass die Blumenblätter selbst ebenfalls äusserst leicht einem Angriffe der *Botrytis*-Keimlinge zum Opfer fielen. Wurde z. B. eine Tulpenblüthe mit den Conidien bestreut und unter eine mit feuchtem Fliesspapier ausgeschlagene Glasglocke[1]) gestellt, so war schon am nächsten Tage zu beobachten, dass sämmtliche mit Sporen bestreute Blumen- resp. Perigonblätter umgefallen waren und stellenweise ganz durchsichtig erschienen. Bedingung war allerdings, dass durch vorübergehende Abkühlung der Glocke ein Thauniederschlag hervorgerufen worden war. Derartige Versuche konnten von mir an einer grossen Zahl von Blüthen wie *Crocus*, *Camellia* etc. mit gleichem oder ähnlichem Erfolge wiederholt werden.

Lag hierbei allerdings die Wirkung einer grösseren Zahl von Sporen vor, so war doch auch bei dem Vorhandensein einzelner Conidien das Entstehen von durchsichtigen resp. bräunlich gefärbten[2]) Flecken zu beobachten; dieselben hatten ca. 1—3 mm Durchmesser. Mikroskopisch war in der Mitte des Fleckes stets eine gekeimte Spore zu erkennen. Die Zellen in unmittelbarer Umgebung waren abgestorben und die Intercellularen mit dem aus den Zellen ausgetretenen Zellsafte gefüllt. Die Farbstoffe waren meistens verschwunden; innerhalb kurzer Zeit trat auch die Braunfärbung des Plasmas ein. Zu bemerken ist indessen, dass im Verlaufe von ca. 24 Stunden, also schon während des Auftretens dieser Erscheinungen, der Pilz noch nicht eingedrungen war. Ja, dieselben Erscheinungen zeigten sich schon dort, wo der Keimungsprocess soeben erst begonnen hatte und der zukünftige Keimschlauch sich als schwach gewölbte Kuppe an der Peripherie der Sporenmembran kenntlich machte. Unter besonders günstigen Umständen waren die oben beschriebenen Schädigungen schon nach ca. 8—10 Stunden zu beobachten.

Fragen wir uns nach der Ursache dieser Erscheinungen, so ist wohl klar, dass wir dieselbe in einem Giftstoff zu suchen haben, welcher während des Keimungsprocesses frei wird. Dass der Stoff ungemein giftig sein musste, war schon aus der verheerenden Wirkung zu ersehen, wird durch folgenden Versuch aber noch besser illustrirt. Auf mit *Botrytis*-Conidien bestreute Blumenblätter von *Crocus*

---

1) Später richtete ich für diese Zwecke einen grösseren Glaskasten ein, der einen besseren Zutritt von Licht gestattete.

2) Bei dünnen Blumenblättern, wie *Crocus*, waren die Flecken hell durchscheinend, bei dickeren, wie *Camellia*, dagegen bräunlich.

wurde ein Fliesspapierstreifen derart gelegt, dass sein oberes Ende in ein Gefäss mit Wasser tauchte, während sein anderes zu einer Spitze zugeschnittenes Ende frei herunterhing. Hierdurch wurde erreicht, dass durch den Fliesspapierstreifen ein langsamer, aber continuirlicher Strom von Wasser hindurchging, indem an dem freien Ende das sich ansammelnde Wasser abtropfte. Es mussten also die neu entstehenden giftigen Substanzen wenn nicht vollständig fortgeführt, so doch mindestens verdünnt und in ihrer Wirkung abgeschwächt werden. Trotzdem war die Wirkung nur wenig schwächer.

An Blumenblättern selbst war nun die genaue Beobachtung der einzelnen Vorgänge unter dem Mikroskop insofern schlecht zu beobachten, als die Wirkung des Pilzes zu intensiv und schnell war, andererseits die hierzu nöthigen Oberflächenschnitte nur mit grosser Schwierigkeit anzufertigen waren. Ich sah mich deshalb nach anderem Material um und fand dies in den Blättern verschiedener Laubmoose, hauptsächlich *Mnium*-Arten, welche bis auf die Mittelrippe eine einzellige Zellschicht darstellen.

Ganze Moosrasen wurden mit Sporen bestreut und mässig feucht gehalten [1]). Betrachtete ich nach ca. 24 Stunden einzelne Blätter genauer, so waren meistens einzelne Zellen getödtet und mit braunem Plasma gefüllt. Nach weiteren 24 Stunden war der braune Zellinhalt fast ganz verschwunden und statt dessen der Zellraum mit einem wirren Knäuel dicker Hyphen angefüllt. War schon längere Zeit seit der ersten Infection verstrichen, so war der Pilz weiter vorgedrungen. Ganze Zellcomplexe waren von Hyphen erfüllt, während die anstossenden Zellen alle Merkmale eines eintretenden Todes in den verschiedensten Abstufungen zeigten [2]). Ein Aufquellen der Membranen war nicht zu beobachten [3]). Bei

---

1) Schon allein um ein Abspülen der Sporen von den Blättern zu verhindern, verbot es sich, grössere Thauniederschläge anzuwenden. Aus Gründen, welche zu erläutern ich späterhin Gelegenheit nehmen werde, war es sogar nothwendig, nur geringe Niederschläge zu benutzen. Dieselben wurden dadurch leicht erreicht, dass die an den Würzelchen schwach befeuchteten Rasen in einer flachen Schale, mit einer Glasplatte bedeckt, an einen mässig warmen Ort gestellt wurden.

2) Bei gutem Ernährungszustand des Pilzes, z. B. in Folge Nahrungsaufnahme aus den bereits getödteten Zellen, blieb die früher erwähnte Braunfärbung des Plasmakörpers der getödteten Zellen aus.

3) Es ist dies ein Unterscheidungsmerkmal von dem von M. Ward beschriebenen Pilz. — Allerdings kann man an anderen Objecten bisweilen eine schwache Quellung erkennen. Auch hier wie bei den todten Moosblättern zeigt sich die Wirkung des Pilzes hauptsachlich aber in dem leichten Zerfallen des Gewebes in einzelne Zellen,

anhaltender Feuchtigkeit konnten so nicht nur ganze Blätter und Pflänzchen, sondern auch ganze Moosrasen vernichtet werden.

Hatte ich bisher das Resultat eines Angriffes des Parasiten auf den Wirth skizzirt, so verlohnt es sich jetzt, die einzelnen Stadien eines solchen bis zum Tode einer einzelnen Zelle zu verfolgen. Hatte die Keimung einer Spore soeben begonnen, so dass, wie ich schon früher angab, der Keimschlauch gerade als Kuppe sich von der Sporenmembran abhob, so war sogleich eine Bräunung der anstossenden Membranen des Moosblattes zu beobachten. In den meisten Fällen berührte jedoch, wie ich besonders bemerken möchte, der Keimschlauch noch nicht die Wandungen des Moosblattes. Die Bräunung selbst war auf den Aussenwänden der Zellen verhältnissmässig schwach, intensiv dagegen auf den Querwänden, nicht allein der direct angegriffenen sondern auch der nächst anstossenden Zellen. Obwohl dieselbe in den letzteren bis ca. zur Mitte, bisweilen sogar schon darüber hinaus gedrungen war, so dass sie von der anderen Seite des Moosblattes aus erkannt werden konnte, war in den meisten Fällen ein Absterben der anstossenden Zellen noch nicht zu beobachten. Die die Braunfärbung hervorrufende Substanz muss also für einige Zeit durch den Plasmaschlauch am Eintritt in das Zellinnere verhindert werden können, so lange letzterer nicht selbst abstirbt. Gleichzeitig müssen wir aber annehmen, dass dieselbe mit der Bräunung eine derartige chemische Umwandlung der Cellulose bewirkt, dass letztere als Nahrung von dem Pilz aufgenommen wird, zum Mindesten einen chemotropischen Reiz ausübt. Es ist nämlich zu beobachten, dass der Keimschlauch in seinem weiteren Wachsthum eine Richtungsänderung nach den Querwänden zu erfährt, welche in der vorherbeschriebenen Weise verändert worden waren. An diesen Stellen bildet er dann häufig an der Spitze Appressorien, welche nicht nur dem Keimschlauch einen festen Anhaltspunkt bieten, sondern auch durch gleichzeitige Secretion giftiger Stoffe, welche in Folge der Localisation ziemlich intensiv wirken, das schon vorher begonnene Zerstörungswerk beenden. Die in Folge des Todes des Plasmas austretenden Reizstoffe veranlassen dann den Pilz, in das Zelllumen einzudringen. Einmal in eine Zelle eingedrungen, vermag er in

---

ähnlich wie bei *Sclerotinia* (De Bary). — Behrens (citirt auf p. 33), p. 521 u. 522, konnte an den Zellen des Fruchtfleisches von *Symphoricarpus* eine stärkere Quellung beobachten, was jedenfalls nur selten vorkommt und von dem Object abhängig ist.

Folge der ihm jetzt möglichen saprophytischen Ernährung ohne Schwierigkeiten von Zelle zu Zelle weiter vorzudringen[1]).

Ich hatte bereits erwähnt, dass die Querwände des Moosblattes in ganz besonderem Maasse einem Angriff des Pilzsecretes ausgesetzt sind; diejenigen der Epidermis der Blumenblätter verhalten sich ebenso. Es findet dieser Umstand wohl darin seine Erklärung, dass die Aussenwände der Epidermiszellen durch die sich in ihnen findenden Fetteinlagerungen, wie Cutin etc., den Einwirkungen des Pilzsecretes gegenüber sich resistenter verhalten[2]). Ausserdem sind aber hierbei noch als weitere Factoren zu berücksichtigen die Oberflächenspannung, Cohäsion und Adhäsion. Wie man sich leicht überzeugen kann, bauchen sich die Aussenwände der Blattepidermen ebenso wie diejenigen der Moosblätter mehr oder weniger nach aussen, so dass die den Querwänden entsprechenden Partien ein Netzwerk von kleinen Rinnen bilden. Wird nun die Epidermis resp. das Moosblatt unter den schon früher angegebenen Bedingungen mit möglichst wenig Wasser benetzt, so wird sich dasselbe in dem beschriebenen Netzwerk von Rinnen in Folge der Wirkung genannter Factoren sammeln. Enthält nun dasselbe die oben angegebenen Secrete, so werden dieselben, sofern sie durch Verdünnung nicht unwirksam geworden sind, an diesen Stellen besonders intensiv wirken.

Für das Eindringen unseres Pilzes an den Querwänden glaube ich in dem vorletzten Abschnitte eine plausibele Erklärung gegeben zu haben. Nach den Angaben Frank's, De Bary's u. A. ist dasselbe jedoch eine derart verbreitete Erscheinung, dass es sich lohnt, dasselbe noch mit einigen Worten zu beleuchten. Büsgen[3]) erklärt diesen Vorgang dadurch, dass hauptsächlich an den Querwänden Stoffe austreten, welche auf die Pilzhyphen einen chemotropischen Reiz ausüben. Für diese Annahme fand er eine Bestätigung darin, dass sich bewegliche Bakterien an den genannten Stellen in grosser Menge ansammelten. Diese Erklärung hat für gewisse Fälle wohl ihre Berechtigung, so weit rein parasitäre Pilze

---

1) Bei dem Durchbohren der Querwände werden die an alten Blättern sich findenden tüpfelartigen Verdünnungen als Durchgangsstellen bevorzugt.

2) Behrens (citirt auf p. 33), p. 583 zeigt, dass die Mittellamelle selbst von Pilzen angegriffen werden kann, welche die gewöhnliche Cellulose nicht zu lösen vermögen.

3) M. Büsgen, Ueber einige Eigenschaften der Keimlinge parasitärer Pilze. Botan. Zeitung 1893, p. 59.

in Betracht kommen, dagegen erscheint es mir unwahrscheinlich sowohl für *Botrytis* als auch andere sich ähnlich verhaltende Pilze [1]). Es ist wohl unzweifelhaft, dass die Querwände mit Lösungen von chemotropisch wirkenden Stoffen imbibirt sind. Letztere würden dann entweder mit dem Transpirationsstrom oder durch Diffusion in einen sich aussen findenden Wassertropfen hinein in grösseren Mengen an die Blattoberfläche transportirt werden. Dass dieselben jedoch nicht in allen Fällen genügen, um auch nur eine Ablenkung von Hyphen in bestimmtem Sinne zu bewirken (von einem Eindringen ganz abgesehen), geht aus der Thatsache hervor, dass die Hyphen unserer gewöhnlichen Schimmelpilze wie *Penicillium*, *Mucor* etc., welche gelegentlich auf den Blättern feuchtstehender Pflanzen, wenn auch nur kümmerlich, fortkommen können, keineswegs die Querwände bevorzugen. Dass das Eindringen an den Querwänden überdies nicht nothwendiger Weise von den Eigenschaften eines lebenden Gewebes abhängig zu sein braucht, geht aus den Angaben Miyoshi's [2]) hervor, welche ich selbst bestätigen kann. Werden die Epidermen von Zwiebelblättern auf eine irgend ein Reizmittel enthaltende Gelatineschicht gelegt und auf der Oberseite derselben *Botrytis* oder *Penicillium*-Sporen ausgesät, so durchbohren die Hyphen dieser Pilze die Membran hauptsächlich an den Querwänden. Die Structurverhältnisse der Membran müssen also auch hier derart sein, dass sie sowohl einem mechanischen wie auch chemischen Eingriff am wenigsten Stand halten können [3]).

Nachdem mir die bisher gemachten Beobachtungen an Moosblättern über die Art und Weise des Eindringens von *Botrytis*-Keimlingen einigen Aufschluss gegeben hatten, nahm ich nochmals die Versuche mit gewöhnlichen Blättern höherer Pflanzen auf, mit denen ich ohne Erfolg begonnen hatte. Die ersten Versuche waren derart gewesen, dass einzelne Blätter in feuchten Pappkammern gehalten wurden, nachdem sie zuvor mit den Conidien von *Botrytis* bestreut worden waren. Durch Temperaturwechsel wurde für reichliche Thaubildung gesorgt. Auch mit ganzen Pflanzen wurde in ähnlicher Weise verfahren, immer aber mit negativem

1) Den Einfluss subepidermaler Verletzungen werde ich noch später zu behandeln haben.

2) Jahrb. f. wiss. Botanik 1895, p. 274.

3) Leichtere Passirbarkeit der Reizstoffe oder günstigere Gelegenheit zur Haftorganbildung tragen vielleicht zur Bevorzugung dieser Stellen bei.

Resultate. Bei derartigen Versuchen mit *Tradescantia discolor* konnte ich nun gelegentlich beobachten, dass, wenn die Thaubildung nur sehr schwach gewesen war, einzelne gekeimte Sporen auf der Epidermis der Blätter geringe Spuren von Bräunung hinterlassen hatten. Hierdurch aufmerksam gemacht, konnte es, wenn ausserdem die bisherigen Versuche an Moosblättern mit in Betracht gezogen wurden, nicht schwer fallen, gerade in dieser Combination, also bei dem Vorhandensein nur ganz geringer Thaumengen, einen Hauptfactor für das Zustandekommen einer Infection zu erkennen.

Dass ich hierin nicht fehlging, zeigten Wiederholungen dieses Versuches, bei denen auf die Herbeiführung derartiger Verhältnisse Gewicht gelegt wurde. Allerdings musste hierbei in Kauf genommen werden, dass unter Umständen ein Theil der ausgesäten Sporen in Folge Wassermangels nicht keimte. Selbst bei älteren *Tradescantia*-Blättern konnte eine Schädigung der Zellwände, sowie ein mehr oder weniger häufiges Absterben ganzer Epidermiszellen schon innerhalb 1—2 Tagen beobachtet werden. Die Wirkung selbst war analog der, welche sich an Moosblättern zeigte. Da indessen die Epidermiszellen bei weitem grösser und die Aussenwände durch eine gut entwickelte Cuticula weit widerstandsfähiger waren als die der Moosblätter, so war nicht nur die Zahl der von einer Spore geschädigten Zellen, sondern auch die Gesammtwirkung schwächer und dementsprechend langsamer. Hauptsächlich waren es auch hier wiederum die Querwände, welche besonders stark angegriffen wurden.

Der Grund dafür, dass bei geringer Feuchtigkeit die Wirkung des Pilzes verstärkt, wenn nicht überhaupt erst ermöglicht wird, liegt natürlich darin, dass unter diesen Verhältnissen das frei werdende Secret in ziemlich concentrirtem Zustande bleibt und demnach intensiv wirkt. Grössere Wassermengen heben die Wirkung auf.

In derselben Weise wurden auch Versuche mit völlig intacten Pflanzen angestellt und zwar mit demselben Erfolge. *Vicia Faba* z. B. zeigte an völlig erwachsenen Blättern nach ca. 24 Stunden auf der mit Sporen besäten Oberseite eine grosse Zahl rostfarbener, isolirter Punkte, so wie sie Kissling beobachtet hat. Diese Punkte flossen allmählich zusammen, so dass nach ca. 3 Tagen fast die ganze obere Epidermis jene braune Farbe zeigte und abgestorben war, wie ich mich mit dem Mikroskop überzeugen

konnte. Dasselbe zeigte sich bei *Ricinus communis* und anderen Pflanzen.

Allerdings wollte es mir zunächst nicht gelingen, ein weiteres Vordringen des Pilzes zu bewirken. Wohl verwelkten die Blätter in trockener Atmosphäre ausserordentlich schnell und der Pilz hätte schon somit der Wirthspflanze einen grossen Schaden zugefügt. In feuchter Atmosphäre blieb allerdings das Absterben der Blätter für längere Zeit aus, aber, wie schon erwähnt, erfuhr das Wachsthum der Keimlinge einen Stillstand. Als Ursache dieses eigenthümlichen Verhaltens erkannte ich Folgendes: Wie ich schon früher kurz erwähnte, trocknen Wunden sowie auch todte Zellen selbst in feuchter Atmosphäre sehr bald aus, vorausgesetzt dass sie nicht durch Thauniederschläge von Neuem benetzt werden. Dieselben Umstände haben auch bei unseren Versuchen obgewaltet; die todten Epidermiszellen waren ausgetrocknet, so dass die jungen Keimlinge in Folge Wassermangels abstarben [1]), zumal da schon von vornherein kein Ueberfluss desselben vorhanden war. Um dem zu begegnen, richtete ich mein Augenmerk darauf, eine Wiederholung von Thauniederschlägen eintreten zu lassen, sobald die ersten Zeichen eines wirksamen Angriffs zu beobachten waren. Auf diese Weise konnte ich ganze Pflanzen von *Vicia Faba*, *Ricinus communis* u. A. derart inficiren, dass dieselben innerhalb kurzer Zeit vollständig zu Grunde gerichtet wurden. An den jüngeren Partien der Pflanze ging erklärlicher Weise die Infection am schnellsten vor sich.

Nicht unerwähnt möge bleiben, dass auch Wurzeln, z. B. von *Vicia Faba*, welche in dampfgesättigter Luft gehalten wurden, schon nach 24 Stunden in den äusseren Gewebepartien abstarben, wenn Sporen von *Botrytis* auf ihnen ausgesät worden waren. Schon nach weiteren 24 Stunden waren sie vollständig todt.

Aus den bisherigen Experimenten war hervorgegangen, dass der Angriff, welchen der Pilzkeimling auf einen anderen pflanzlichen Organismus ausführt, hauptsächlich durch die Wirkung eines von ihm ausgeschiedenen Secretes verursacht wird. Wir sahen ferner, dass die Intensität desselben in den ersten Stadien der Keimung am grössten war. Wie verhält sich nun der Pilz, wenn jene Secretionsproducte beseitigt werden?

Für gewöhnliche Blätter grösserer Pflanzen hatte ich schon früher die Antwort auf diese Frage gegeben; dieselbe lautete, dass

---

1) Vergl. spätere Angaben.

der Pilz, ohne den geringsten Schaden zu verursachen, auf der Blattoberfläche gedeihen konnte, so weit ihm dies die geringen Mengen von Nährstoffen in dem Wasser möglich machten. Dasselbe wiederholte ich nun an Moosblättern, die zu diesem Zwecke mit *Botrytis*-Sporen bestreut in einem grossen Wassertropfen gehalten wurden. Bei der Keimung der Sporen, welche dicht an dem Blatte lagen, war eine Schädigung nicht zu beobachten. Trafen dagegen die mittlerweile grösser gewordenen Keimschläuche auf die Zellen des Moosblattes, so bildeten sie Appressorien, und jetzt war eine leichte Braunfärbung direct unter und in allernächster Nähe derselben zu beobachten [1]). Dass das umgebende Wasser eine derartige Wirkung zuliess, erklärt sich durch die dichte Lagerung der Hyphe an der Membran der angegriffenen Zelle. Im Uebrigen ist diese Wirkung doch bei Weitem zu schwach, um ein Absterben der Zellen hervorzurufen, resp. ein Eindringen zu ermöglichen. Ich konnte mich hiervon leicht überzeugen, indem ich dieselben Blätter ca. 8 Tage hindurch daraufhin beobachtete.

In diesem Verhalten können wir einen recht augenfälligen Unterschied gegenüber der *Botrytis*, welche Marshall Ward [2]) beobachtete, sehen.

Dieselben Ergebnisse erzielte ich auch bei Versuchen, bei denen statt Wasser gereinigter Agar-Agar [3]) benutzt wurde.

Wurde zu denselben Versuchen Nährgelatine oder -Agar benutzt, so war die Wirkung nur insofern ähnlich, als auch hier erst nach Bildung der Appressorien eine leichte Braunfärbung stattfand. Dagegen wurden in diesen Fällen die Zellen selbst in weiterem Umfange äusserst schnell getödtet, so dass die Hyphen sogleich eindringen konnten. Eine sichtbare Veränderung der Membranen fand nicht statt [4]); das sich bald braunfärbende Plasma war zusammengezogen. Dieselben Erscheinungen traten auch bei *Tradescantia*-Blättern auf, auf denen eine *Botrytis*-Sporen enthaltende Schicht Nährgelatine ausgebreitet war. Diese Umstände

---

1) Dieselbe war an Intensität sowie an Ausdehnung geringer als bei den früheren Versuchen.

2) Die Infection gelang im Wassertropfen. l. c. Figurenerklärung zu Fig. 46, Pl. XXIV.

3) Der Agar-Agar wurde in einer ganz schwachprocentigen Salzsäurelösung ca. $\frac{1}{2}$ %) aufgequollen und in derselben längere Zeit belassen. Nachher erfolgte häufiges Ausspülen mit destillirtem Wasser und Auflösen darin.

4) Vergl. p. 16, Anm. 3.

scheinen darauf hinzudeuten, dass die beim Angriff auf den Wirth wirksamen Secrete sich aus zwei verschiedenen Stoffen zusammensetzen, von denen der eine hauptsächlich die Veränderungen an den Cellulosemembranen, der andere den Tod des Plasmas hervorrufen kann. Wie wir aus den Versuchen mit Moosblättern gesehen haben, konnte ein grosser Theil der Cellulosewände einer Zelle schon starke Spuren einer Einwirkung aufweisen, ohne dass der lebende Plasmakörper eine Störung erfahren hätte. Dieses Secret ist demnach nicht so giftig, als dass nicht der Primordialschlauch dem Eindringen in das lebende Plasma für einige Zeit Widerstand entgegensetzen könnte. Umgekehrt scheint durch Nahrungszufuhr eine ausserordentliche Förderung der Secretion eines Giftstoffes bewirkt zu werden, welcher sich von ersterem insofern unterscheidet, als die oben beschriebenen Veränderungen der Cellulose nicht stattfinden [1]. Dementsprechend könnte man sich vorstellen, dass bei der Keimung zunächst nur das erstgenannte Secret gebildet wird, dass dann aber durch die Nahrungsaufnahme, welche in Folge der hierdurch bewirkten Umwandlung der Cellulose ermöglicht wurde, die Secretion des zweitgenannten Stoffes stattfindet [2].

3. Was die chemische Natur der Secrete anbetrifft, so möchte ich nur mit kurzen Worten hierauf eingehen. Da die Oxalsäure speciell bei den Sclerotinien in ausserordentlichem Maasse gebildet wird, so war zunächst an diesen Stoff zu denken. Zu diesem Zwecke verfolgte ich die Wirkung dieser Säure in verschiedenen Concentrationsgraden auf Objecte, welche in ihrem Verhalten einem Angriff von *Botrytis* gegenüber bekannt waren. Für *Crocus*-Perigonblätter z. B. musste die Concentration 0,01—0,02 % [3]) erreichen, um schädigend zu wirken. Wenngleich eine derartige Concentration in der Natur bei der Keimung vielleicht erreicht werden dürfte, so spricht die Art der Einwirkung selbst stärkerer

---

1) Versuche mit Lösungen, welche die Secrete guternährter *Botrytis*-Kulturen enthielten, bewirkten wohl den Tod der damit behandelten Moosblattzellen, verursachten jedoch keine Färbung der Cellulosewände.

2) Auch Behrens (citirt auf p. 33), p. 521 u. 522, macht auf den Unterschied zweier Secrete (bei erwachsenem Mycel) nach ihrer Wirkungsweise aufmerksam. De Bary (l. c.) trägt diesem Umstande nicht genügend Rechnung.

3) Gegenüber den Beobachtungen Klemm's (Desorganisationserscheinungen, Jahrb. f. wiss. Botanik 1895, p. 662), nach denen 1 ‰ Oxalsäure auf *Trianea*-Haare giftig wirkt, erscheinen diese Werthe sehr niedrig, sind aber in Anbetracht der Empfindlichkeit unseres Objectes verständlich.

Lösungen jedoch entschieden dagegen, indem z. B. die Bräunung der Cellulosemembranen gänzlich ausbleibt[1]). Säurereaction konnte ebenfalls nicht erhalten werden. Es wurden hierzu Zwiebelmembranen benutzt, welche durch Congoroth gefärbt und auf Zucker-Gelatine gelegt waren. Die Hyphen waren schon längst eingedrungen, ohne dass sich Spuren einer Blaufärbung bemerkbar gemacht hätten. Selbstverständlich dauert dies nur einige Zeit an, da im Laufe der weiteren Vegetation Oxalsäure entstehen muss.

Auch sei noch der Versuche gedacht, welche ich nach folgender Ueberlegung ausführte. Haben wir es mit einer Säure zu thun, so musste bei dem Vorhandensein von basisch wirkenden Stoffen in der umgebenden Atmosphäre eine Infection unterbleiben. Dämpfe von schwachen Lösungen von Ammoncarbonat erwiesen sich als zu schädlich sowohl dem Wirthe wie dem Parasiten. Dagegen bot *Chenopodium Vulvaria* mit seinen Dämpfen von Trimethylamin, welche alkalisch reagiren, ein geeignetes Object. Aber auch hier fand nicht nur ein Eindringen, sondern auch gänzliche Vernichtung durch *Botrytis* statt. Nach Allem ist wohl sicher, dass wir es in den ersten Stadien der Keimung, und auf sie bezieht sich das Vorhergehende, nicht mit Oxalsäure, sondern höchst wahrscheinlich mit einem Enzym zu thun haben. Dasselbe direct zu prüfen, stösst insofern auf Schwierigkeiten, als die zu prüfenden Mengen zu gering sind, bei zu starker Concentrirung aber die Spuren von Zucker, welche ich zur Ermöglichung einer ergiebigen Keimung der Versuchsflüssigkeit zusetzen musste, störend eingreifen.

Die im weiteren Verlaufe der Vegetation des Pilzes ausgeschiedenen, die Gewebe verändernden Stoffe, auf die es mir hier erst in zweiter Linie ankam, sind z. Th. wahrscheinlich ebenfalls Enzyme, soweit ich aus Versuchen, analog denen De Bary's[2]), schliessen kann[3]), wenngleich nicht ausgeschlossen ist, dass die Oxal-

---

1) Zunächst bezieht sich dies auf die Secrete, die bei dem Keimungsprocesse gebildet werden.

2) l. c., p. 418.

3) Allerdings konnte z. B. durch Aufkochen die giftige Wirkung nicht beseitigt, wohl aber abgeschwächt werden, dementsprechend bedurfte es einer längeren Einwirkung, um den Tod der Zellen herbeizuführen. — Behrens (citirt auf p. 33), p. 521 u. 522, konnte für *Botrytis* nachweisen, dass die Veränderung der Cellulose einem Enzym, die Giftwirkung dagegen einer nicht enzymatischen Substanz zuzuschreiben ist. Ob ersteres Enzym mit dem die Braunfärbung der Cellulosewände bei der Keimung der Sporen verursachenden identisch ist, vermag ich nicht zu entscheiden.

säure[1]) unter gewissen Umständen ebenfalls eine Rolle spielt. Dass letztere aber für die giftige Wirkung auf pflanzliche Gewebe nicht allein verantwortlich zu machen ist, lehrt das Beispiel des *Aspergillus niger*, der Oxalsäure in grossen Mengen, vielleicht sogar noch mehr als *Botrytis*, bildet, trotzdem aber als Parasit, ähnlich wie *Botrytis* etwa, nicht vorkommt.

Hervorheben möchte ich, dass die Wirkungsweise des von Marshall Ward beschriebenen Pilzes ganz verschieden von der unserer *Botrytis cinerea* ist. Erstere ruft sofort eine ausserordentlich starke Quellung der Cellulosewände hervor, derart, dass das Lumen der Zelle fast ganz verschwindet, während *Botrytis cinerea* dies für gewöhnlich garnicht oder in nur geringem Maasse bewirkt. Dementsprechend scheint auch die Ernährungsweise zu differiren, indem erstere hauptsächlich die veränderte Cellulose, letztere dagegen mehr den abgestorbenen Zellinhalt als Nahrungsquelle benutzt.

4. Aus den bisherigen Versuchen war hervorgegangen, dass unsere *Botrytis* in Folge eines chemischen Reizes in die Wirthspflanze eindringen kann, welcher durch den vorher getödteten Zellinhalt hervorgerufen wird. Ist dies nun die einzige Möglichkeit, innerhalb welcher ein Eindringen stattfindet? Dies wird eine sich hieran anschliessende Frage sein. Nach unseren bisherigen Kenntnissen müssen wir natürlich das Vorhandensein von chemischen Reizstoffen als Hauptbedingung von vornherein annehmen, nur käme es darauf an, ob im Gegensatz zum todten Plasmakörper ein lebender derart wirken könnte, dass ein Eindringen erfolgt. Abgesehen von solchen Fällen, wo wir es mit einer Secretion als Product einer functionellen Thätigkeit einer bestimmten Zelle resp. Zellgewebes zu thun haben, dürfte wohl selten ein Plasmaschlauch derartig undurchlässig sein[2]), dass nicht mindestens Spuren von im Zellsafte gelösten Substanzen ihren Weg nach aussen finden. Nicht geringere Bedeutung wird dem Umstande zuzuschreiben sein, dass die die Cellulosemembranen durchtränkende Flüssigkeit Substanzen gelöst enthält, welche als Reizstoff dienen könnten. Da die Cuticula selbst ein Hindurchtreten von Lösungen wohl erschweren, dagegen nicht verhindern kann, so werden, wie ich

1) C. Wehmer, Entstehung und physiologische Bedeutung der Oxalsäure im Stoffwechsel einiger Pilze. Botan. Zeitung 1891, p. 563.

2) Wenigstens für Landpflanzen.

bereits erwähnte, durch Diffusion resp. mit dem Transpirationsstrom, je nachdem die Epidermis mit Wassertropfen bedeckt ist oder nicht, leicht kleinere Mengen dieser Substanz an die Blattoberfläche transportirt werden können. Dementsprechend ist wohl das Vorkommen von Hefen auf der Oberfläche reifender Früchte zu erklären.

Wenn wir also mit dem Vorhandensein solcher Reizstoffe rechnen können, so entspricht das Verhalten unseres Pilzes keineswegs den sich hieraus ergebenden Erwartungen. Nach den Durchbohrungsversuchen mit abgezogenen Blattepidermen vermag gerade *Botrytis* ausserordentlich schnell selbst dickere Cellulosewände zu durchdringen, wenn genügende Lockmittel vorhanden sind. Bei unseren Versuchen war aber niemals zu beobachten, dass das Eindringen der Hyphen resp. Keimschläuche der chemischen Wirkung vorausging, nicht einmal bei äusserst dünnen und wenig widerstandsfähigen Membranen. Wir können also den Schluss ziehen, dass die unter normalen Verhältnissen aus gesunden Zellen resp. Geweben austretenden Stoffe für *Botrytis* jedenfalls ihrer Menge nach nicht die Reizschwelle erreichen, die zum Durchbohren von Membranen nöthig ist.

In obigen Ausführungen habe ich auf den Zustand der Wirthspflanze als „normal“ besonderes Gewicht gelegt, gegenüber solchen, welche als anormal in ihrer Weise Veränderungen hervorrufen können, die ich später noch zu erwähnen haben werde. Aber auch der sog. normale Zustand einer Pflanze kann in keiner Weise derart festgelegt werden, dass wir von ihm ausgehend jeden anderen als abweichend von ihm, also anormal, bezeichnen dürfen. Wie dies Sorauer[1]) mehrfach schon betont hat, müssen wir vielmehr Dispositionen annehmen, welche als kleine Variationen sich um einen bestimmten Fixpunkt gruppiren, und von denen jede noch unter den Begriff „normal“ fällt. Diese Dispositionen ergeben sich natürlich aus der Reaction der Pflanze gegenüber ihrer Umgebung und spielen in der Pflanzenpathologie sicherlich eine grosse Rolle[2]). Auf diese Verhältnisse besonders einzugehen, wurde ich noch durch eine Angabe Miyoshi's veranlasst, welche in dem schon citirten Werke von Tubeuf's eine besondere Beachtung erfährt.

Miyoshi[3]) giebt an, dass, wenn Blätter von *Tradescantia*

---

1) Landwirthschaftl. Versuchsstationen 1880, p. 327—372.

2) Als Prädisposition für gewisse Erkrankungen.

3) l. c., Botan. Zeitung 1894.

mit 2 % Zuckerlösung injicirt und, nachdem nach einiger Zeit die Lösung annähernd resorbirt ist, mit *Penicillium*- resp. *Botrytis*-Sporen bestreut werden, die Hyphen dieser Pilze in die lebenden Mesenchymzellen des *Tradescantia*-Blattes eindringen. Der Vorgang wäre also derart zu verstehen, dass die lebende Zelle, nachdem sie mit Zucker gewissermassen gesättigt ist, in diesem Zustande für die Infection von *Penicillium* resp. *Botrytis* besonders prädisponirt ist. Bei genauerer Betrachtung musste ich mich jedoch überzeugen, dass diese Angabe, die übrigens nur nebensächlicher Natur war, entschieden auf Irrthum beruht. In allen von mir beobachteten Fällen war deutlich zu erkennen, dass die Zellen des Blattes vorher von dem *Botrytis*-Keimlinge getödtet worden waren. Dass dies für *Botrytis* ausserordentlich schnell von statten ging, lag an der vorherigen Kräftigung des Keimlinges einerseits, an der in Folge der ungünstigen Behandlung eintretenden Schwächung der Wirthszellen andererseits. Der schädliche Einfluss der Injection, der hauptsächlich erst durch den späteren Aufenthalt in dampfgesättigten Kammern zur Geltung kommt, geht schliesslich bis zur Abtödtung des ganzen Blattes, und jetzt erst ist es den *Penicillium*-Hyphen möglich, in die Zellen einzudringen [1]).

Im Anschluss hieran habe ich den Einfluss subepidermaler Verletzungen untersucht, jedoch wie ich gleich bemerken möchte, mit negativem Resultat. Bei diesen Versuchen kam es besonders darauf an, die Epidermis selbst nicht in Mitleidenschaft zu ziehen, da ein Absterben derselben naturgemäss falsche Resultate liefern musste. Die Versuche wurden derart angestellt, dass z. B. die Stengel von jungen *Lupinus*-Pflänzchen vorsichtig zwischen Watte zusammengedrückt wurden. Es konnte hierbei direct beobachtet werden, wie die Intercellularen sich mit Flüssigkeit füllten. Andere Versuche bestanden darin, dass dünne Glascapillaren unter die Epidermis von *Tradescantia*-Blättern eingeführt wurden. Die unverletzten Epidermen wurden dann mit *Botrytis*-Sporen bestreut und feucht gehalten. Thatsächlich muss nun bei diesen Versuchen, wo die Intercellularräume mit Zellsaft erfüllt sind, Reizstoff wenn nicht durch die Zellen selbst, so doch mindestens in den Zellwandungen nach aussen gelangen. Wenn trotzdem aber das endgültige Resultat negativ ausgefallen ist, so liegt dies an Gründen, welche ich gelegentlich der Besprechung anderer Versuche noch

---

1) Vergl. p. 36, Anm. 3.

erläutern werde [1]). Bemerken möchte ich noch, dass letztere Versuche ebenfalls in directem Widerspruch mit solchen Miyoshi's stehen.

Auch noch in anderer Richtung habe ich Versuche angestellt, welche sich auf dem Gebiete der Prädisposition bewegen und welche ich hier kurz angeben möchte, wenngleich ihre Resultate nicht die gewünschte Klarheit besitzen. Nach Büsgen [2]) ist der Honigthau ein Product thierischer Organismen und zwar von Blattläusen. Auf die Bedeutung desselben als Ansiedelungspunkt gewisser Pilze, unter ihnen auch *Botrytis*, hat genannter Autor schon hingewiesen. Nun hat aber Bonnier [3]) nachweisen können, dass der Honigthau sehr wohl auch pflanzlichen Ursprungs sein kann, ein Umstand, der für die Pflanzenpathologie unter Umständen von Wichtigkeit ist. Wurden nämlich belaubte Zweige verschiedener Baum- und Krautpflanzen nach vorherigem Eintauchen in Wasser in dampfgesättigter Atmosphäre dunkel gehalten, so trat auf den Blattspreiten ein feiner Niederschlag von honigartiger Beschaffenheit auf, der sich zu grösseren Tropfen vereinigte, die bei der geringsten Erschütterung herabfielen. Wir haben also den Fall, dass in gewissen Zuständen Zellen normaler Pflanzen Stoffe abscheiden, welche für Pilze als chemotropische Reizmittel dienen können.

Leider ist es mir nicht gelungen, die Versuche mit demselben Resultat zu wiederholen, wie sie Bonnier beschrieben hat. Da indessen die Möglichkeit offenbleibt, dass bei einer derartigen Versuchsanordnung, wenn auch nicht eine Secretion in so hohem Maasse, so doch mindestens eine Beeinflussung der Zellen in bestimmtem Sinne erzielt werden könne, so habe ich dieselben Versuche trotzdem wiederholt, nachdem die Blätter vorher mit den Conidien unseres Pilzes bestreut waren. Eine Infection fand nicht statt. Ob dagegen bei intensiver Honigthaubildung eine solche möglich ist, wäre noch zu prüfen, wenngleich, wie ich als Analogon hier einschalten möchte, eine Infection von Nectarien (florale wie extraflorale) und Wasserporen, wie ich sie an *Fritillaria*, *Vicia Faba*, *Ricinus* und *Impatiens* [4]) vorgenommen

1) Vergl. p. 37 ff.

2) Der Honigthau. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., 1891.

3) Recherches expérimentales sur la miellée. Revue gén. de bot., 1896.

4) Zum Theil scheint dies daran zu liegen, dass in den Nectariensecreten Stoffe enthalten sind, welche eine Keimung der Sporen verhindern, wie bei *Fritillaria*. Was

habe, nicht von Erfolg gekrönt wurde. Eine genauere Erklärung dieses Verhaltens ist um so weniger möglich, als wir über die einzelnen Vorgänge bei der Secretion selbst noch wenig Klarheit besitzen.

Endlich waren noch Versuche derart vorgenommen worden, dass die Wirthspflanzen vor der Infection den verschiedensten Extremen der Feuchtigkeit, Temperatur, Licht etc., sowie plötzlichen Uebergängen von dem einen in das andere ausgesetzt wurden, ohne dass jemals ein Eindringen ohne vorheriges Tödten der Wirthszellen stattgefunden hätte. Ich glaube mich daher zu der Behauptung berechtigt, dass *Botrytis* einzig und allein durch vorheriges Tödten einzelner Zellen resp. Gewebe befähigt ist, in eine Wirthspflanze einzudringen, die in normalem Zustande aus derselben austretenden Substanzen bei einer Infection aber keine Rolle spielen.

II. Der Einfluss der Disposition der Wirthspflanze auf das Zustandekommen einer Infection.

Nach den bisherigen Angaben kann es nun scheinen, als ob der Disposition der Wirthspflanze bei einem Angriffe von Seiten eines Parasiten wie *Botrytis* keine oder wenigstens nur eine untergeordnete Bedeutung beigemessen werden dürfe. Dem ist jedoch keineswegs so, wie ich im Folgenden an einzelnen Beispielen, welche ich experimentell durchgeführt habe, zu zeigen beabsichtige. Ausgegangen werden muss von der Voraussetzung, dass der Angriff des Pilzes in der schon früher beschriebenen Weise des vorherigen Abtödtens stattfindet. Die Disposition der Pflanze kommt also in dem Maasse zur Geltung, als sie einem derartigen Angriffe des Parasiten mehr oder weniger Widerstand entgegensetzt. Für unseren specielleren Fall werden demnach die Factoren, welche die physikalischen resp. chemischen Eigenschaften der die Gewebe

---

die Wasserspalten anbetrifft, so habe ich bei *Impatiens* bisweilen an der Spitze der Blattzähne kleine Pilzrasen beobachtet. Da aber der Gehalt an festen Substanzen in den Ausscheidungen gewöhnlich nur 0,001—0,05 % (nach Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. I, II. Aufl., p. 262) beträgt, so ist es erklärlich, dass eine Infection hierdurch nicht zu Stande kommen kann, indem der Schwellenwerth nicht erreicht wird. Das Gedeihen des Pilzes ist wohl auf eine durch Verdunstung bewirkte Concentration zurückzuführen.

nach aussen abschliessenden Epidermis beeinflussen, in erster Linie von Bedeutung sein [1]).

Schon im Anfang hatten wir Gelegenheit zu beobachten, wie leicht empfänglich Organe, welche naturgemäss des Schutzes einer widerstandsfähigen Epidermis entbehren, wie die leicht vergänglichen Blumenblätter, Moosblätter etc. einer Infection gegenüberstehen. In directem Gegensatz hierzu stehen solche Pflanzen resp. Pflanzenorgane, welche durch ihre Lebensweise sowie Standort von vornherein eine stark ausgeprägte Epidermis resp. Cuticula aufweisen können, wie z. B. ein grosser Theil der Xerophyten. Es kann daher nicht weiter in Erstaunen setzen, wenn es z. B. sehr schwer gelingt, selbst bei vorheriger saprophytischer Ernährung eine Infection eines Aloe-Blattes zu Stande zu bringen.

Ist hierbei von einer Disposition in eigentlichem Sinne noch nicht die Rede, so tritt uns eine solche in gewissen Entwicklungsstadien einer Pflanze prägnant entgegen. Alle wachsenden resp. sich streckenden Membranen zeichnen sich meist durch geringe Dicke, besonders aber durch das Fehlen wachsartiger Einlagerungen aus, welche hauptsächlich den Grad der Widerstandsfähigkeit ausmachen. Dementsprechend sahen wir bei unseren früheren Versuchen gerade die jüngsten Sprosstheile den Angriffen unseres Parasiten am schnellsten erliegen.

In bestimmter Weise kann auch aussergewöhnliche Feuchtigkeit zu einer Prädisposition führen. Abgesehen von jenen Pflanzen, welche an feuchten Standorten naturgemäss vorkommen und sich dementsprechend durch zarte Epidermis auszeichnen, reagirt jede Pflanze bei ungewöhnlicher Feuchtigkeit sowohl des Bodens als auch der Luft in ganz bestimmtem Sinne, unter anderem auch durch schwächere Ausbildung der Epidermis. Bei der Infection macht sich dieser Umstand ebenfalls durch Schnelligkeit der Wirkung des Pilzes geltend [2]).

Auf einen ganz speciellen Fall möchte ich hier noch hinweisen. Gelegentlich der Versuche mit injicirten *Tradescantia*-Blättern hatte ich die Beobachtung machen können, dass selbst in den Fällen,

---

1) In Frage kommt, wie bisher immer, eine Infection ohne vorhergehende saprophytische Ernährung, da letztere einen speciellen Fall ausmacht.

2) Schon De Bary war es, der zuerst bei seinen Untersuchungen der Sclerotinien auf die Prädisposition in Folge feuchten Standortes (l. c., p. 454) hinwies. Auch M. Ward hat den Einfluss feuchter Jahreszeit auf die Infectionsfähigkeit der Lilien durch seine *Botrytis* beobachten können (l. c., p. 369—373).

wo reines Wasser als Injectionsflüssigkeit benutzt wurde, stellenweise die Keimschläuche von *Botrytis* durch die Spaltöffnungen eindrangen. Eine Erklärung dieser Erscheinung ist wohl dahin zu geben, dass gewisse in den Intercellularen befindliche Stoffe nach ihrer Auflösung in Wasser als Lockmittel fungirt haben, entsprechend der Zuckerlösung in den analogen Versuchen Miyoshi's. Einmal in die Intercellularen gelangt, ist natürlich die Wahrscheinlichkeit eines positiven Resultates der Infection nach frühereren Versuchen bedeutend grösser. Ich würde hierauf nicht näher eingegangen sein, wenn ich nicht in der Natur so wie gelegentlich bei meinen Versuchen die Beobachtung gemacht hätte, dass bei anhaltender Feuchtigkeit mit Thauniederschlägen einzelne Partien der Blattintercellularen mit Flüssigkeit gefüllt waren, also ganz dieselben Verhältnisse wie bei den künstlichen Versuchen obwalteten. Auf die Dauer werden sich selbstverständlich bei diesem Zustande schädigende Einflüsse auf den Wirth geltend machen, nicht zu Ungunsten des Parasiten.

Ausser den bisher genannten liessen sich noch eine Reihe von Factoren anführen, welche direct oder indirect, wenn auch nicht so weitgehende, so doch immerhin merkliche Aenderungen in der Disposition der Pflanze in dem erwähnten Sinne hervorrufen können. Nennenswerth ist hiervon noch die chemische Zusammensetzung des Bodens, Mangel an bestimmten Substanzen wie z. B. SiO_2, $CaCO_3$ etc.

Alle diese Erscheinungen lagen noch immer in den Grenzen eines Zustandes, welcher als normal zu bezeichnen war. Wir wenden uns jetzt solchen Einflüssen zu, welche schon gröbere Eingriffe in die Lebensthätigkeit der Pflanzen darstellen, die aber, wenn von geringer Dauer, ohne jede Schädigung derselben verlaufen können.

Im Gegensatz zu der Feuchtigkeit wird aussergewöhnliche Trockenheit den Anlass zu einer stärkeren Ausbildung der Epidermis in den meisten Fällen bieten und so auf das Zustandekommen einer Infection ungünstig einwirken. Jedoch hatte ich Gelegenheit die Begünstigung einer solchen unter gewissen Bedingungen zu beobachten. Hatten nämlich einzelne Pflanzentöpfe derart trocken gestanden, dass sie anfingen zu welken, so trat, wenn ich *Botrytis*-Sporen auf den Blättern Gelegenheit gab zu keimen, schnell[1]) Infection ein. Da das zur Keimung der Sporen nöthige

---

1) Die Prädisposition einer Pflanze wird sich in den meisten Fällen natürlich nur in dem schnelleren oder langsameren Eintreten der Infection bemerkbar machen,

Wasser von den Blättern bald aufgesogen wurde, so traf ich die Vorkehrung, dass die Sporen von einem feuchten Fliesspapierstreifen bedeckt wurden, der bei gelegentlichem Aufeuchten das empfangene Wasser länger bewahrte. Diese Erscheinung wird dahin zu erklären sein, dass einmal der Concentrationsgrad des Giftes ein sehr hoher sein wird, da alles nicht durch das Fliesspapier capillar zurückgehaltene Wasser aufgesogen wurde, andererseits die Zellmembran, vielleicht auch der Plasmaschlauch in Folge des schwachen Turgors leichter für den Giftstoff passirbar, der Plasmakörper selbst aber empfindlicher ist. Eine derartige Combination der Umstände kann in der Natur sehr wohl eintreten, giebt es ja doch Pflanzen, welche zu gewissen Jahreszeiten fast ausschliesslich auf die auf den Blättern Nachts sich niederschlagenden Thaumengen als einzige Wasserquelle angewiesen sind. Andererseits wird aber eben diese Trockenheit bei längerer Dauer einem weiteren Vordringen des Pilzes ein Ziel setzen (vergl. später), so dass sich Schaden und Nutzen theilweise aufheben werden.

Ein anderer Umstand, der zu erwähnen ist, bildet die Intensität der Beleuchtung. Mangel an Licht ruft an der Pflanze bestimmte Erscheinungen hervor, die wir als Etiolement zusammenfassen. Hierzu gehört auch die Verminderung der Wandverdickungen der Zellmembranen so wie der Fetteinlagerungen in den Aussenwandungen der Epidermis. Der Angriff des Pilzes ist an solchen etiolirten Pflanzen dementsprechend ausserordentlich wirksam. In der Natur wird dieser Fall hauptsächlich für krautartige Gewächse in Betracht kommen, bei denen man nicht selten Gelegenheit hat derartig veränderte Sprosse zu beobachten[1]).

Es liessen sich auch hier noch eine ganze Reihe von ähnlich wirkenden Factoren anführen, auf die ich jedoch nicht weiter eingehen will, da im Princip nichts Neues gesagt werden kann. Nur ein Beispiel möchte ich noch mit wenigen Worten streifen. Gewisse Pflanzen resp. Pflanzentheile gehen nach bestimmter Vegetationsdauer naturgemäss zu Grunde. Meist erfolgt ein solches Absterben nicht plötzlich, sondern wird durch die verschiedensten

---

so weit es sich um künstlich angestellte Versuche handelt. Wie sich die Verhältnisse in der Natur gestalten, werde ich an späterer Stelle zu erörtern haben.

1) Für *Sclerotinia sclerotiorum* giebt De Bary (l. c., p. 440—41) ein hierher gehöriges Beispiel an. Während ein kräftiger Stock von *Petunia violacea* einer Infection widerstand, wurden einige etiolirte Sprosse derselben Pflanze vollkommen vernichtet.

Processe eingeleitet und kann längere Zeit andauern. Wir können dies leicht an Blumen- und Keimblättern, im Herbst fast an jedem Blatte beobachten. Es ist natürlich, dass solche im Absterben begriffene Zellen der Giftwirkung der keimenden Sporen einen weit geringeren Widerstand entgegensetzen können, weshalb man derartige Organe ziemlich häufig von unserem Pilz befallen sieht, ohne dass sie gerade als todt zu bezeichnen wären.

III. Das Vorkommen der *Botrytis cinerea* und verwandter Pilze in der Natur. Epidemisches Auftreten.

Nachdem ich in meinen bisherigen Ausführungen eine Darstellung der einzelnen, das Zustandekommen einer Infection (hauptsächlich ohne vorherige saprophytische Ernährung) beeinflussenden Factoren[1]) gegeben habe, liegt es jetzt im Sinne meines Thema, die Modificationen, welche die bei den von mir angestellten Versuchen obwaltenden einfachen Verhältnisse in der freien Natur erfahren, näher zu analysiren.

Botrytis ist bekanntlich ein Parasit, welcher durch sein häufiges Vorkommen im Freien so wie hauptsächlich in Gewächshäusern erheblichen Schaden anrichten kann. Von einem epidemischen Auftreten derselben konnte ich mich in der Nähe von Leipzig überzeugen, wo stellenweise fast jede Pflanze des dort sehr häufigen *Allium ursinum* befallen war. Das Auftreten gerade auf dieser Pflanze ist schon häufiger beobachtet worden, so von Frank[2]) an demselben Standort. Hauptsächlich waren es die Spitzen der Blätter, welche eine unansehnliche Farbe zeigten und mit dichten Conidienrasen bedeckt waren[3]). Bemerkenswerth ist nun, dass wir es hier mit einem Auftreten des Pilzes, gebunden an eine bestimmte

---

1) Es sei noch bemerkt, dass ebenso wie der Zustand der Wirthspflanze die Beschaffenheit des Pilzes auf den Ausgang der Infection von Einfluss ist. Auf die Bedeutung vorheriger Ernährung ist bereits genügend hingewiesen. Die Infectionstüchtigkeit der einzelnen Spore ist aber auch je nach dem Substrat, von dem sie stammt, verschieden, wie dies Kissling (l. c., p. 256) betont hat. Das Alter dürfte auch nicht ohne Bedeutung sein.

2) Krankheiten der Pflanzen, II. Aufl., Bd. 2, p. 505.

3) An demselben Standorte trat auch *Botrytis* auf *Ficaria* als Begleiter einer Uredinee auf, und zwar bildeten die Stellen, an denen die Sporenlager jenes Pilzes hervorbrachen, den Ausgangspunkt der Infection.

Nährpflanze, zu thun haben, ähnlich wie Kissling[1]) dies an *Gentiana lutea* beobachtete[2]). Nach den angestellten Versuchen ist es kaum zweifelhaft, dass fast jede Pflanze von unserem Pilze ergriffen werden kann. Selbst Euphorbien, z. B. *Euphorbia Cyparissias* die durch ihren Milchsaft, oder *Solanum* und *Nicotiana*[3]), die durch ihre Alkaloide auf den thierischen Organismus giftig wirken, dünnblättrige, fast trockenhäutige Gramineen, fleischige Cacteen, Mesembryanthemen, Stapelien[4]) sind vor einer Infection nicht sicher[5]). Dieser Umstand kann also zur Erklärung obigen Phänomens nicht dienen. Es bleiben dann nur noch folgende Möglichkeiten. Entweder ist dem Pilz durch irgend welche Umstände Gelegenheit zu vorheriger saprophytischer Ernährung gegeben, oder die klimatischen Verhältnisse haben für eine bestimmte Pflanze eine Prädisposition geschaffen.

Was die erstere Möglichkeit anbetrifft, so glaube ich, dass derselben gerade bei einem Massenauftreten des Pilzes eine nicht zu unterschätzende Rolle beizulegen ist. Um speciell bei dem Beispiel von *Allium* zu bleiben, so spricht schon die Art der Vertheilung des Pilzes auf der Wirthspflanze für eine derartige Erklärung. So ist es wohl denkbar, dass die an und für sich schon zeitig im Frühjahr erscheinenden jungen *Allium*-Pflänzchen noch in der Knospenlage durch ungünstige Witterungsverhältnisse, wie z. B. Frost, derart geschädigt wurden, dass die am meisten exponirten Spitzen der Blätter zu Grunde gingen. Es gewinnt dies um so mehr an Wahrscheinlichkeit, als man derartige Schädigungen an früh erscheinenden Monokotylen nicht selten beobachtet, wobei sich dieselben nur auf die ersten Paar Blätter zu beschränken brauchen. Da ausserdem der Standort, schattige und feuchte Lage, dem Gedeihen des Pilzes günstige Bedingungen bot, so ist ein derartig massenhaftes Auftreten, zumal da durch vorjährige Epidemien für reichliches Infectionsmaterial gesorgt war, sehr gut erklärlich. Das

1) l. c., p. 230 ff.

2) Auch für *Sclerotinia sclerotiorum* finden sich häufig Angaben eines derartigen Vorkommens.

3) Vergl. Behrens, Trockene und nasse Fäule des Tabaks, „Der Dachbrand". Zeitschr. f. Pflanzenkrankh., hrsg. von Sorauer, Jahrg. 1893, Orig.

4) In Gewächshäusern nicht selten zu beobachten. Die Infection erfolgt allerdings meistens durch Wunden, seltener durch Blüthen — Betreffs eines derartigen Vorkommens von *Botrytis* vergl. auch Behrens (citirt auf p. 33), p. 582.

5) Natürlich ist nicht ausgeschlossen, dass die eine oder andere Pflanze doch durch irgend einen giftig wirkenden Stoff geschützt ist, wie dies Pfeffer (Pflanzenphysiologie, II. Aufl., Bd. I, p. 499) betont.

dichte Beisammenstehen der Wirthspflanzen trägt dann in seiner Weise, durch directe Uebertragung, zu einer Ausbreitung des Pilzes bei. Das Vorkommen auf *Ficaria* ist wohl secundärer Natur; auch hier wird die Infection durch vorherige, saprophytische Ernährung, wie sie die durch die Sporenlager des anderen Pilzes zerfetzte Epidermis bot, erleichtert worden sein.

Auch noch in anderer Weise kann ein epidemisches Auftreten, durch vorherige, saprophytische Ernährung eingeleitet, hervorgerufen werden. Durch ungünstige Witterungsverhältnisse oder durch Verkümmerung junger Samenpflänzchen[1]) kann das Abstreifen der Samenschalen von den Keimblättern sehr erschwert werden resp. ganz unterbleiben. Wie ich dies selbst an Rapskulturen beobachten konnte, setzt sich dann sehr leicht *Botrytis* auf diesen Samenschalen fest, um bei günstigen Umständen die ganze Kultur zu verderben. In derselben Weise können hängenbleibende, naturgemäss schnell vergängliche Kotyledonen, sowie Deckblätter u. a. leicht zu einer Infection Veranlassung geben[2]). Auch ein an organischen Bestandtheilen reicher Boden kann jungen Sämlingen und Stecklingen gefährlich werden[3]).

Wie ich bereits erwähnte, kann aber auch der durch den Standort resultirende Zustand einer Pflanze zu einem epidemischen Auftreten Anlass geben. Die einzelnen hierbei betheiligten Factoren habe ich bereits früher analysirt; es erübrigt jetzt nur noch einen Umstand, der allerdings von der grössten Bedeutung ist, in den Kreis meiner Betrachtungen zu ziehen.

Wiederholt hatte ich Gelegenheit gehabt, die Bedeutung des Feuchtigkeitsgrades für das Zustandekommen einer Infection hervorzuheben. Wasser ist natürlich die Grundbedingung jeder Keimung. In der Natur wird dasselbe durch Thau und Regen geboten. Der Regen, der indirect bei einer ergiebigen Thaubildung durch Zuführung von Wasser betheiligt ist, wird rein mechanisch sowohl

---

1) In Folge schlechten Saatmaterials.

2) Auch Ansammlungen von Pollenkörnern auf den Blättern können als Ausgangspunkt einer Infection fungiren, wie dies Frank bei dem Vorkommen von *Cladosporium herbarum* (Pflanzenkrankh., p. 294) auf Roggen, ich selbst bei Versuchen mit blühenden Maispflanzen constatiren konnte.

3) Während das Mycel von *Botrytis* in humusreichen Boden ziemlich tief eindringen kann, sind in demselben in tieferer Lage ausgesäete Sporen nicht schädlich, wie ich mich experimentell überzeugte. Dieselben haben wahrscheinlich in Folge ungünstiger Bedingungen nicht gekeimt.

durch Verbreiten der Sporen eine Infection begünstigen, als auch durch Fortschwemmen derselben von günstiger Unterlage eine solche benachtheiligen. Selbstverständlich kann er nicht alle Sporen beseitigen, zumal wenn dieselben schon angekeimt und durch Appressorien mit dem Wirth verbunden sind.

Wichtiger dagegen ist der Thau. Derselbe verdankt bei Vorhandensein von durch Regen oder feuchte Localitäten (Gewässer, Moore etc.) verursachter Luftfeuchtigkeit, fast ausschliesslich Temperaturschwankungen seine Entstehung, wenngleich die Lichtverhältnisse nicht ausser Acht zu lassen sind. Von der Grösse der Temperaturschwankungen hängt naturgemäss die Menge der Condensation des Dampfes ab. Zu grosse Thaumengen werden aber ähnliche Wirkung ausüben können wie directer Regen, ausserdem aber, wie wir aus den künstlichen Versuchen ersahen, durch Fortführung der wirksamen Giftstoffe eine Infection direct verhindern. Ein geringer Niederschlag stellt überall eine Hauptvoraussetzung dar.

Dass die Lichtverhältnisse ebenfalls eine Rolle spielen werden, kann man daraus entnehmen, dass intensive Beleuchtung (z. B. Sonnen- oder Tageslicht) Condensation von Wasserdampf hervorrufen kann. Wie ich mich praktisch überzeugen konnte, hat dies insofern eine Bedeutung, als hierdurch bestimmte Theile einer Pflanze resp. Blattes (die dem Licht zugekehrten) mit Thau beschlagen werden.

Für die Menge des Thauniederschlages ist ferner die individuelle Beschaffenheit der Unterlage von massgebender Bedeutung. Sachs[1]) hat in dieser Richtung einige Mittheilungen gemacht. Als Beispiel möchte ich einen von mir beobachteten Fall angeben. In einem grösseren, mit feuchtem Fliesspapier ausgeschlagenen Glaskasten befanden sich einige *Vicia*- und *Tradescantia*-Pflanzen, deren Blätter mit *Botrytis*-Conidien bestreut worden waren. Durch die während der Nacht stattfindende Abkühlung war Gelegenheit zur Thaubildung gegeben, trotzdem war nur auf den Blättern von *Vicia* ein allerdings nur schwacher, auf *Tradescantia* dagegen gar kein Niederschlag erfolgt. Es hatte dies zur Folge, dass sich auf den ersteren Blätter die ersten Stadien einer stattfindenden Infection deutlich bemerkbar machten, während im anderen Falle keine Spore gekeimt war. In diesem speciellen Falle genügte also jene Temperaturveränderung zu einer Thaubildung auf *Tradescantia*-Blättern noch nicht;

---

1) J. Sachs, Landw. Versuchsstationen, Jahrg. 1861.

derartige Verschiedenheiten liessen sich, häufig in ganz erheblichem Maassstabe, an den verschiedensten Pflanzen constatiren. Es ist klar, dass dieser Umstand von grosser Wichtigkeit für unsere Frage ist, da wir hiermit ebenfalls eine scheinbare Bevorzugung einer bestimmten Pflanzenspecies durch unseren Parasiten erklären können. Bemerken möchte ich noch, dass das Verhalten der Blattoberflächen gegenüber einer Benetzung sich mit dem Standort ändern kann. Setzt man z. B. eine *Vicia*-Pflanze für einige Tage in einen Raum mit fast dampfgesättigter Atmosphäre, so kann man beobachten, dass die früher nur schwer benetzbare Oberseite sich leicht mit einer dünnen Schicht Wasser überziehen lässt.

Können wir mit dem Vorhandensein einer hinreichenden Thaumenge rechnen, so wird weiter die Dauer desselben zu berücksichtigen sein. Rechnen wir die Dauer der täglichen Thaubildung bei nicht zu feuchter Witterung auf längstens 12—14 Stunden, so wird sich die Frage aufdrängen, welchen Einfluss die doch mindestens 12stündige darauf folgende Trockenheit (bis zur nächsten Thaubildung) auf die schon gekeimten Sporen ausüben wird, da dieselben in der genannten Zeit noch nicht eingedrungen sein können. Für ungekeimte Sporen wirkt dies selbstverständlich nicht im mindesten schädlich. Für die gekeimten Sporen zeigten dagegen angestellte Versuche, dass völliges Austrocknen, z. B. auf dem Objectträger, jedem Keimling, selbst wenn der Keimschlauch kaum aus der Spore ausgetreten war, unbedingt tödtlich ist. Die Zeit scheint kaum eine Rolle hierbei zu spielen, da schon einige Minuten Dauer denselben Effect hervorriefen. Auf Blättern konnte ich dieselben Beobachtungen machen, nur dass bei diesen Versuchen die Luftfeuchtigkeit nicht unter 60 % sank, wie dies ein beigegebenes Hygrometer angab. In der Praxis werden diese Erscheinungen schon lange verwerthet, indem ein zeitweiliges Trockenstellen der Pflanze als Mittel zur Vernichtung des Schädlinges dient.

Unter den Umständen also, wo die Thaubildnng nur relativ kurze Zeit andauert, wird eine Infection nicht zu Stande kommen können. Allerdings kann die einzelne Spore, wenn sie z. B. innerhalb 6—8 Stunden (bei frischem Sporenmaterial der Durchschnitt) keimt, immerhin die nächsten Gewebepartien tödten, ohne indessen einzudringen. Aber selbst gesetzt den Fall, dass es dem Keimling gelungen wäre, in eine Zelle zu gelangen, so würde, wie dies bei todten Geweben von geringem Durchmesser stets der Fall ist, jene Stelle sehr bald austrocknen, und hiermit der Pilz

zu Grunde gehen. Andererseits können aber, wenn eine grosse Zahl von Sporen vorhanden ist, die, wie dies meistens geschieht, zu verschiedenen Zeiten keimen, die zuletzt keimenden bei einer Wiederholung der Thaubildung ungleich günstigere Verhältnisse vorfinden und demnach intensiver wirken, wobei ein Gelingen der Infection schon mehr an Wahrscheinlichkeit gewinnt [1]).

Soll indessen eine einzelne Spore direct eine Infection hervorrufen, so muss die Feuchtigkeit längere Zeit anhalten. Es dürfen also Temperaturschwankungen nicht zu stark auftreten, die Lufttemperatur selbst aber möglichst niedrig sein. Unter diesen Umständen erhalten wir gleichzeitig eine solche geringe Thaumenge, wie sie sich zum intensiven Einwirken des Giftstoffes als nothwendig erwiesen hat. Derartige Witterungsverhältnisse pflegt man mit „nass-kalt" zu bezeichnen. Bei meinen Versuchen machte sich die Bedeutung des Temperaturgrades besonders geltend, indem an warmen Sommertagen, selbst an vor directem Sonnenlicht geschützten Localitäten, auf längere Zeit kein auch nur annähernd dampfgesättigter Raum herzustellen war. Auf die Keimfähigkeit der Sporen hat die Temperatur, innerhalb gewisser Grenzen, kaum Einfluss, da selbst bei nur + 4° C. eine Abnahme derselben nicht zu constatiren war.

Fasse ich das Ergebniss unserer letzten Betrachtungen zusammen, so kann behauptet werden, dass zur Erklärung einer besonderen Wirthswahl unseres Pilzes sowie eines epidemischen Auftretens desselben Factoren, wie Prädisposition, Witterungsverhältnisse etc. völlig ausreichen [2]).

Habe ich mich bisher nur mit der Infection selbst beschäftigt, so erübrigt es jetzt noch mit einigen Worten auf das Verhalten des Pilzes nach Gelingen einer solchen einzugehen. Wie ich schon früher erwähnte, ist *Botrytis* in Bezug auf den Nährboden sehr

---

1) Speciell bei Moosen ist, wie ich hervorheben möchte, die Fähigkeit, längere Trockenperioden unbeschadet zu überstehen, gerade Parasiten wie *Botrytis* gegenüber von hoher biologischer Bedeutung. Es gilt dies hauptsächlich für solche, welche an feuchten Standorten, in meist dampfgesättigter Atmosphäre leben. Bei der Kultur von Moosen kann man sich leicht hiervon überzeugen. Werden die Kulturen zu feucht gehalten, so treten in ganz kurzer Zeit *Botrytis* (auch andere Schimmelpilze) auf, um ganze Rasen zu vernichten. Ein kurzes Austrocknen kann aber auch hier sehr bald zur Vernichtung des Parasiten führen.

2) Für die echten Parasiten werden sich diese Verhältnisse zum Theil wesentlich anders gestalten.

wenig wählerisch, wird sich also nicht nur mit jeder Pflanze, sondern fast auch mit jedem Theile einer solchen bei sonst günstigen Bedingungen begnügen können. Allerdings sind Gewebeelemente, deren Zellwände durch Fetteinlagerungen resistenter gemacht sind, wie Epidermen, Bast- und Holzelemente, in gewissem Grade geschützt, erliegen daher einer Zerstörung erst nach längerer Einwirkung. Der Holzkörper allein giebt keinen geeigneten Nährboden. Kann man hierbei von einer Bevorzugung bestimmter Organe einer Pflanze kaum sprechen, so kann eine solche sich jedoch in anderer Weise geltend machen.

Abgesehen von den Fällen, wo die Infection selbst an bestimmten Stellen erfolgt, z. B. an den jüngsten Pflanzentheilen, kann die Wasserversorgungsfrage eine Rolle spielen. Alle todten Gewebe verlieren ihren Wassergehalt ausserordentlich schnell, umso schneller, je geringeren Durchmesser sie haben. Da aber diese abgetödteten Gewebe es gerade sind, welche dem Pilz als Nährsubstrat dienen, so wird sich der Pilz an den Stellen am längsten halten, welche ihren Wassergehalt am langsamsten abgeben. Saftige Früchte und sonstige fleischige, compacte Gewebe werden diesen Bedingungen am besten entsprechen; bei trockner Witterung wird der Parasit also nur allein auf diesen vorkommen können. Letzterer Umstand kann noch durch das individuelle Verhalten des Pilzes eine Modification erfahren, wie ich dies an dem Beispiel von *Botrytis* und *Peziza sclerotiorum* zeigen möchte.

Peziza sclerotiorum verhält sich nach den Angaben De Bary's ernährungsphysiologisch sehr ähnlich unserer *Botrytis*, indem auch sie die vorher abgetödteten Gewebe des Wirthes als Nährmedium benutzt. Ein für meine Betrachtungen bedeutungsvoller Unterschied besteht aber in der weit grösseren Giftigkeit gegenüber *Botrytis*. Nach De Bary ist diese Eigenschaft derart energisch, dass das Absterben der Gewebe dem Wachsthum der Hyphen stets vorauseilt. Bei *Botrytis* dagegen konnte ich beobachten, dass die Hyphenspitzen bei üppigem Wachsthum sich häufig inmitten lebenden Gewebes befanden, während die Giftwirkung sich erst in ziemlicher Entfernung von dem Hyphenende bemerkbar machte.

Angenommen nun es erfolgte durch geeignete Witterungsverhältnisse ein Austrocknen der todten Gewebepartien, so wird *Peziza sclerot.* hiermit zu Grunde gehen müssen, während *Botrytis* nur bis auf jene Partien, welche sich in den wasserdampfhaltigen Intercellularen befinden, abstirbt. Für letzteren Pilz besteht also

noch immer die Möglichkeit, vielleicht auch nur kümmerlich weiter zu vegetiren, bei neuen günstigen Verhältnissen aber sein Zerstörungswerk fortzusetzen. Organe, welche einem Austrocknen nach vorheriger Abtödtung am meisten ausgesetzt sind, sind aber die Blätter, und diesem Umstande schreibe ich es zu, dass man in der Beschreibung der Krankheitserscheinungen der De Bary'schen Arbeit das Vorkommen der *Peziza sclerot.* auf Blättern vermisst. Während dieser Pilz also hauptsächlich auf die compacteren Stammorgane, sowie Früchte angewiesen ist, vermag *Botrytis* bei nicht zu trockner Witterung immerhin auf Blättern vorzukommen.

Alle bisher gemachten Angaben bezogen sich in erster Linie auf *Botrytis cinerea*. Aber schon häufiger hatte ich Gelegenheit genommen, auf die nächsten Verwandten einzugehen, von denen die *Peziza sclerot.* sowie der die Lilienkrankheit verursachende Pilz diejenigen waren, welche eine genauere Bearbeitung schon erfahren hatten. Aus den Resultaten dieser Arbeiten ist es mir unzweifelhaft, dass die an dem Beispiel unserer *Botrytis cinerea* gewonnenen Erfahrungen unbedenklich nicht allein auf diese, sondern auch auf die meisten übrigen Sclerotinien übertragen werden können. Was speciell *Peziza sclerotiorum* anbetrifft, so scheint betreffs der Infectionstüchtigkeit der Sporen allerdings zunächst ein wesentlicher Unterschied zu bestehen. Nach Angaben Frank's[1]) ist jedoch eine directe Infection, die De Bary nicht gelungen ist, von Hamburg beobachtet worden, so dass auch hier, ähnlich wie bei *Botrytis*, wahrscheinlich zum Gelingen einer solchen bestimmte Bedingungen erfüllt sein müssen. (Wie aus der Beschreibung der De Bary'schen Versuche zu entnehmen ist, würde bei gleicher Versuchsanordnung für *Botrytis* ebenfalls nicht eine Infection zu Stande gekommen sein.) Im Uebrigen müssen wir mit einer grösseren oder geringeren Giftigkeit der Keimlinge sowohl wie der ausgewachsenen Hyphen der verschiedenen Species rechnen, wie ich hierauf auch schon aufmerksam gemacht habe. Es ist dies ein Umstand, der auf das gesammte Krankheitsbild weitgehenden Einfluss haben kann.

Wie weit noch andere Pilze ihrem Verhalten nach hierher zu rechnen sind, vermag ich nicht zu entscheiden, da es noch an Kenntniss der näheren Verhältnisse gebricht[2]). Wenn ich aus

---

1) Krankheiten der Pflanzen, II. Aufl., Bd. 2, 1896, p. 499.

2) Z. B. *Cladosporium spec.*, *Monilia* etc.

einigen Versuchen mit *Peronospora parasitica* Schlüsse ziehen darf, so scheint auch dieser Pilz in gewissem Sinne hierher zu gehören. Ich konnte nämlich beobachten, dass Conidien dieses Pilzes, auf Moosblätter zum Keimen gebracht, die nächsten Blattzellen, ähnlich wie *Botrytis*, tödteten, während der Keimschlauch in die vorher gespaltene Querwand eindrang [1]). Der Pilz ging darauf zu Grunde, da das Substrat sich wahrscheinlich nicht zu seiner Ernährung eignete. Genauere Versuche anzustellen war mir versagt, da ich keimfähiges Material nicht mehr erlangen konnte. Bemerken möchte ich noch, dass *Peronospora parasitica* als reiner Parasit ernährungsphysiologisch mit den Sclerotinien gar nichts gemein hat.

IV. *Penicillium* und *Mucor*, zwei Vertreter einer rein saprophytischen Lebensweise.

In dem vorhergehenden Abschnitt meiner Arbeit hatte ich mich mit einer Pilzspecies beschäftigt, deren parasitäre Eigenschaften hinlänglich bekannt waren. Als gleichzeitiger, ausgesprochener Saprophyt hat dieser Pilz, rein physiologisch betrachtet, weitgehende Verwandtschaft mit unseren gewöhnlichsten Schimmelpilzen, zu denen man ihn auch zu rechnen pflegt. Um meiner Aufgabe nun einigermassen gerecht zu werden, ergiebt sich jetzt die Nothwendigkeit, mich mit den übrigen Vertretern dieser Gruppe zu beschäftigen. Habe ich bisher die nächsten Ursachen, welche dem Verhalten unseres Pilzes als Parasiten zu Grunde lagen, aufzuklären gesucht, so wird es jetzt meine Aufgabe sein, die Gründe zu finden, welche den Mangel eben dieser Eigenschaften an den nächsten Verwandten genannten Pilzes erklären. Es wird mir so möglich sein, das Wesen des Parasitismus jenes Pilzes noch eingehender zu studiren. Zu diesem Zwecke habe ich mir zwei Fragen zur Beantwortung vorgelegt: 1. Können Vertreter des reinen Saprophytismus unter gewissen Bedingungen zu Parasiten [2]) werden? 2. Weshalb ernähren sich eben diese Pilze in der Natur nicht oder so selten parasitisch? [3])

---

1) *Peronospora parasitica* dringt bei geeigneten Wirthspflanzen entweder durch die Spaltöffnungen oder an einer beliebigen Stelle der Epidermis ein.

2) „Parasit“ ganz allgemein gefasst, desgl. „parasitisch“.

3) Erst nach Abschluss meines Manuscriptes kam mir eine Arbeit von Behrens: „Beiträge zur Kenntniss der Obstfäule“, Centralbl. f. Bakteriologie etc., Abth. II, Bd. IV,

Bei den entsprechenden Versuchen benutzte ich als Vertreter dieser Gruppe von Pilzen hauptsächlich *Penicillium glaucum* und *Mucor stolonifer*, die sich ihres gemeinen Vorkommens wegen besonders eigneten. Obwohl nun diese Pilze als Saprophyten auf todte Nahrung angewiesen sind, kann doch ein nicht gerade seltener Fall eintreten, wo dieselben noch lebende Gewebe angreifen und tödten.

Bei der Fäulniss von Früchten spielen beide Pilze [vergl. Brefeld[1])] eine nicht zu unterschätzende Rolle. An Wund- oder Druckstellen sich ansiedelnd, vermögen sie in das noch lebende Gewebe des Fruchtfleisches einzudringen und dasselbe zu zerstören. Das todte Gewebe dient dann als Nährboden. Wir haben also hier einen Fall, welcher an das Verhalten von *Botrytis* erinnert und so als eine Antwort auf die erste der beiden Fragen gelten kann.

Für *Mucor stolonifer*, welcher diese Eigenschaften bei Weitem ausgeprägter als *Penicillium* zeigt, kann ich noch ein Beispiel aus meiner Erfahrung anführen. Tulpen, welche ihre Blüthezeit nahezu beendet haben, gehen in ihren oberirdischen Partien naturgemäss bald zu Grunde. Dieser Absterbeprocess dauert aber längere Zeit, indem die Pflanze alle transportabelen Nährstoffe in die Zwiebel zurückzieht. Werden in diesem Zustande genannte Pflanzen mit *Mucor stolonifer* inficirt, z. B. an den Blüthen[2]), so greift der Pilz mehr und mehr um sich und kann bei gehöriger Feuchtigkeit schliesslich die ganze Pflanze, die Zwiebel ausgenommen, vernichten. *Penicillium* habe ich in dieser Weise nicht wirken sehen, vielmehr siedelt sich dasselbe erst nachträglich an den gänzlich abgestorbenen Partien an.

Stelle ich diese beiden Fälle eines parasitären Vorkommens einander gegenüber, so ist von vornherein klar, dass wir es hier

---

No. 12 etc., spec. p 580 ff., zu Händen, welche unter Anderem auch auf diese Fragen speciell eingeht. Soweit ich nach dem bisher Veröffentlichten (bis Ende September; die Arbeit ist noch nicht ganz erschienen) urtheilen kann, scheinen sich die Resultate im Princip zu decken. Trotzdem habe ich an diesem Abschnitt meines Manuscriptes eine Aenderung nicht vorgenommen, da bei der Verschiedenheit der Behandlungsweise sowie Gesichtspunktes derselbe geeignet sein dürfte, eine willkommene Ergänzung zu dieser Frage zu bieten. Ich werde verschiedentlich Gelegenheit nehmen, anmerkungsweise auf diese Arbeit hinzuweisen.

1) Brefeld, Sitzungsber. d. naturf. Freunde 1875; auch Davaine, Compt. rend., Bd. 83, p. 277 u. 344.

2) Es werden die Narben und Antheren zuerst zerstört.

mit Geweben zu thun haben, deren Lebensenergie auf ein Minimum gesunken ist. Bei *Botrytis* hatte ich schon darauf hingewiesen, dass Zellen in einem derartigen Zustand äusserst empfindlich gegenüber einer auch nur schwachen Giftwirkung sind. Betrachten wir aber die chemischen Vorgänge bei dem Stoffwechselprocesse der Schimmelpilze, so treten uns eine ganze Anzahl von Producten entgegen, welche, ihren Weg nach aussen findend, wohl geeignet wären, eine derartige giftige Wirkung auszuüben, wie sie in obigen Beispielen sich gezeigt hat[1]). Nach Wehmer[2]) sind es unter bestimmten Voraussetzungen ganz ansehnliche Mengen von Oxalsäure, nebst deren Salzen, welche von den Pilzen producirt werden. Von der giftigen Wirkung ersterer hatten wir uns aber im ersten Theile schon überzeugt. Um also diesen Fall von Parasitismus dieser Pilze zu erklären, bedarf es keiner Eigenschaften, welche nicht schon, als im Stoffwechsel des Pilzes begründet, bekannt wären.

In den beschriebenen Fällen hatten wir es mit einem kräftig ernährten Pilze einerseits, einem äusserst wenig widerstandsfähigen Gewebe andererseits zu thun. Wie werden sich die Verhältnisse gestalten, wenn wir eine lebenskräftige, gesunde Wirthspflanze, in einzelnen Fällen dagegen einen Pilz benutzen, welcher, soeben aus der Spore keimend, nur auf die in dieser enthaltenen Reservestoffe angewiesen ist?

Nach den Versuchen Miyoshi's wissen wir, und es kann dies leicht wiederholt werden, dass *Penicillium*, *Mucor* und andere Pilze befähigt sind Cellulosemembranen, ja selbst anorganische Lamellen zu durchdringen, wenngleich dies von den uns beschäftigenden Pilzen nicht so rasch erfolgt, als von *Botrytis*. Eine derartige Fähigkeit ist von zwei Eigenschaften abhängig: einerseits einen verhältnissmässig starken mechanischen Druck zu leisten, andererseits Cellulose angreifende resp. zerstörende Enzyme zu bilden. Wie aus den Durchbohrungsversuchen mit Goldschlaghäutchen hervorgeht, kann auch eine der beiden Eigenschaften zu demselben Effecte genügen. Die Grundbedingung für das Eindringen ist also bei unseren Pilzen erfüllt. Wir müssen uns jetzt die weitere Frage

1) Vergl. die auf p. 33 citirte Arbeit von Behrens, p. 548. Verf. hat im Pressaft von Früchten, welche von *Mucor* etc. befallen waren, Giftstoffe gefunden, welche durch Kochen nicht unwirksam wurden.

2) Entstehung und physiologische Bedeutung der Oxalsäure im Stoffwechsel der Pilze. Botan. Zeitung 1891.

vorlegen, ob *Penicillium* etc. befähigt sind in lebende Zellen einzudringen.

Im ersten Abschnitte hatte ich schon für *Botrytis* diese Frage näher besprochen, sehe mich jedoch genöthigt, auf dieselbe nochmals einzugehen; ich kann mich jedoch in einzelnen Punkten wesentlich kürzer fassen. Wiederholen möchte ich zunächst, dass gelegentlich *Penicillium*, auch *Mucor*, auf der Blattspreite gesunder Pflanzen gedeihen kann, ohne irgend eine Schädigung zu hinterlassen. Da in diesen Fällen der Ernährungszustand der Pilze ein sehr schlechter war, so stellte ich Versuche derart an, dass Sporen in Nährgelatine auf Blätter gebracht wurden. Dieselben entwickelten sich kräftig ohne eine Spur von Schaden anzurichten, vorausgesetzt, dass nicht Verjauchung der Gelatine durch Bakterien stattfand[1]). Dasselbe wurde auch mit Blumenblättern und Moosblättern erreicht.

Ist hiermit, wie zu erwarten war, dargethan, dass für gewöhnlich ein gesundes Gewebe von unseren Pilzen nicht nur nicht befallen, sondern auch nicht einmal geschädigt wird, so kommt es jetzt darauf an, die Verhältnisse bei Vorhandensein gewisser Dispositionen der Wirthspflanze zu prüfen[2]). Die Versuche Miyoshi's mit mit 2% Zuckerlösung injicirten Blättern habe ich schon früher auch für *Penicillium* besprochen, mit dem Resultat, dass eine Disposition, wie sie analog dem Zustande der Versuchspflanze in der Natur vielleicht vorkommen könnte, für *Penicillium* etc. nicht existirt. Diese Pilze konnten, so lange die Zellen des Blattes am Leben waren, nicht eindringen. Es geschah dies nicht nur bei den durch natürliche Anlage geschützteren Epidermiszellen, sondern auch bei den Zellen des Mesophyll[3]).

Noch klarer werden die ganzen Verhältnisse durch folgende Versuche gezeigt, welche ich gleichzeitig zur Prüfung der Wirkung subepidermaler Verletzungen anstellte. Neben *Penicillium* etc. habe

---

1) Es treten hierbei wohl schädigende Substanzen als Stoffwechselproducte der Bakterien auf.

2) Vergl. Zschokke, Ueber den Bau der Haut und die Ursachen der verschiedenen Haltbarkeit unserer Kernobstfrüchte. Landw. Jahrb. d. Schweiz, Bd. XI, 1897.

3) Ganz von der Hand weisen möchte ich allerdings die Möglichkeit nicht, dass im Absterben begriffene Zellen resp. solche, wie sie sich im Fruchtfleisch reifen Obstes finden, vielleicht in verstärktem Maasse Stoffe austreten lassen, so dass der Pilz die Zellwand schneller durchbohrt, als die Wirkung des von ihm ausgeschiedenen Giftes eintritt.

ich hierzu auch noch *Botrytis* herangezogen, da ich einerseits die Unterschiede beider Pilzgruppen gerade an diesen Versuchen durch Gegenüberstellung besonders deutlich zu zeigen vermag, andererseits durch Wiederholung nicht zu breit werden wollte. Die Versuche wurden unter Zuhülfenahme von einschichtigen Moos- (*Mnium*) Blättern derart angestellt, dass letztere über kleinere Gelatinetropfen gelegt wurden, welche Reizstoffe wie Zucker, Pepton etc. in bestimmten Mengen enthielten. Es waren hiermit die Verhältnisse bei subepidermalen Verletzungen so nachgeahmt, dass das Moosblatt die unverletzte Epidermis, die in der Gelatine sich befindenden Agentien die in dem Zellsaft der verletzten Zellen enthaltenen Stoffe ersetzten. Gleichzeitig war den Zellen des Moosblattes Gelegenheit gegeben, sich mit Stoffen wie Zucker etc. zu „sättigen". Um ein Austrocknen zu verhüten, wurde der Gelatinetropfen mit einer Pappkammer umgeben, welche mässig feucht gehalten wurde.

Wurden jetzt Sporen von *Penicillium* etc. auf dem Moosblatt ausgesät, so war aus der reichlichen Keimung [1]) sowie der darauf folgenden, kräftigen Entwickelung des Mycel auf das Vorhandensein von Nährstoffen auf der Oberfläche des Moosblattes zu schliessen. Dieselben mussten also aus dem Moosblatt selbst herausgetreten sein. Um nun die Wege, welche die Lösungen genannter Substanzen nach der Blattoberfläche innerhalb des Moosblattes nahmen, aufzufinden, setzte ich derartige Präparate, wie oben beschrieben, an der freien Luft einige Zeit der Verdunstung aus. Ganz den Erwartungen entsprechend, welche ich früher ausgesprochen hatte, sammelten sich die in der Gelatine enthaltenen Stoffe hauptsächlich auf den Querwänden der Blattzellen in festem Zustande an. Der Vorgang ist leicht verständlich. Die Zellmembranen verloren in Folge der Verdunstung an der Oberfläche ihr Imbibitionswasser, welches durch die in der Gelatine enthaltenen Lösungen ersetzt wurde. Da dieser Vorgang continuirlich fortdauerte, so musste schliesslich an der Oberfläche eine so starke Concentration der Lösungen erfolgen, dass sich die in ihnen enthaltenen Substanzen in fester Form ausschieden. Dass dieselben sich auf den Querwänden ansammelten, beweist, dass der Plasmakörper der dazu gehörigen Zellen unbetheiligt war. (Allerdings kann, wie der

1) Dieselben keimen in gewöhnlichem Wasser schwer. Befand sich unter dem Moosblatt reine Gelatine, so blieb die Keimung ebenfalls aus.

bekannte Versuch lehrt, z. B. eine chlorophyllführende Zelle Zuckerlösung aufnehmen und zu Stärke verarbeiten.)

Analoge Versuche habe ich auch mit mit 2% Zuckerlösung injicirten Blättern angestellt, wobei allerdings bei stattfindender Verdunstung einmal die Menge der ausgeschiedenen Substanz ziemlich gering war, ausserdem die Localisation der Stoffe auf den Querwänden weniger hervortrat. Der erstere Umstand ist wohl den Zellen der Blattgewebe zuzuschreiben, welche den grössten Theil des Zuckers für sich in Anspruch nahmen, die zweitgenannte Erscheinung dagegen von der Cuticula veranlasst, indem dieselbe eine Vertheilung der Imbibitionslösung auch in den Aussenwänden der Epidermis bewirkte.

Was nun das Verhalten der Hyphen von *Penicillium* etc. in den oben beschriebenen Versuchen mit Moosblättern anbetrifft, so war zu constatiren, dass dieselben hauptsächlich auf den Querwänden entlang wuchsen und auch dort Appressorien bildeten. Eindringen war dagegen nicht zu beobachten, so lange die Zellen des Moosblattes noch am Leben waren, was ziemlich lange (bis 8 Tage) andauerte. Waren indessen einzelne Zellen durch rein mechanische Eingriffe, wie sie beim Anfassen mittelst einer Pincette unvermeidlich sind, getödtet worden, ohne dass eine Verletzung der Membran zu erfolgen brauchte, so währte es nicht lange, dass dieselben von einem dichten Knäuel Hyphen erfüllt waren. Eine solche Infection blieb jedoch an diesen Stellen streng localisirt, ohne die nächsten Zellen anzugreifen, wie ich mich durch tägliche Beobachtung überzeugen konnte.

Bei diesen Versuchen war es selbst bei der grössten Vorsicht nicht immer zu umgehen, dass sich gelegentlich Bakterien in der Gelatine einstellten. Die Zellen des Moosblattes starben dann ab, und die Cellulosewände quollen stark auf. War an diesen Stellen gerade *Penicillium* zugegen, so war es interessant zu verfolgen, wie unter diesen Umständen die Hyphen dieses Pilzes ausschliesslich in den veränderten Membranen wucherten, den todten Plasmakörper dagegen ganz vermieden.

Hatten wir also gesehen, dass *Penicillium* und *Mucor* bei diesen Versuchen in sichtbarer Weise nicht in das lebende Moosblatt eindrang, so verhielt sich *Botrytis* in dieser Beziehung anders. Zunächst war zu beobachten, dass die gleich bei der Keimung der Spore in deren nächster Umgebung sonst auftretende Bräunung der Membranen unterblieb. Obwohl mittlerweile das Mycel in

Folge der aus dem Moosblatt heraustretenden Nährstoffe ansehnliche Dimensionen erreicht hatte und hinreichend gekräftigt war[1]), starben die Zellen des Wirthes erst nach Verlauf einiger Tage ab.

Ein besonderes Verhalten aber zeigten die zu Appressorien umgebildeten Hyphenenden. Dieselben legten sich ebenso wie die von *Penicillium* hauptsächlich an den Querwänden oder deren nächster Umgebung an. An der Berührungsstelle mit der Wand entstand eine leichte Braunfärbung, entsprechend dem Umfange des Appressoriums in Gestalt eines kreisrunden Fleckes. Im Centrum desselben bildete sich in der Cellulose-Membran ein kleines Loch, welches von einem dornartigen Fortsatze der Hyphe verursacht wurde. Befand sich die Angriffsstelle direct auf einer Querwand, so drang dieser Fortsatz ein ziemliches Stück innerhalb derselben, bisweilen bis annähernd zur Mitte des Blattdurchmessers vor, indem nur die direct anstossenden Partien der Wand intensiv braun gefärbt wurden. Befand sich dagegen das Appressorium auf einer Aussenwand, so durchsetzte der Fortsatz dieselbe senkrecht bis annähernd zum Plasmaschlauch der Wirthszelle, um dann gegebenen Falls seitwärts innerhalb der Cellulosemembran der nächsten Querwand zuzuwachsen[2]). Grössere Strecken konnten von den Hyphen allerdings in beiden Fällen nicht durchbohrt werden, da dieser Vorgang sich zu langsam abspielte, als dass nicht die begrenzte Lebensdauer des Moosblattes (wie bereits erwähnt nur wenige Tage) der Fortsetzung des Versuches ein Ziel steckte. Die in der beschriebenen Weise angegriffenen Aussenwände gewährten, wenn bei der Präparation das dazu gehörige Haftorgan losgerissen war, senkrecht von oben betrachtet, den Anblick eines behöften Tüpfel, wie er sich z. B. in den Tracheïden des Coniferenholzes findet.

Was die Art der Durchbohrung der Wände mit gleichzeitiger Verminderung des Durchmessers der Hyphe anbetrifft, so hat diese Erscheinung mit der von M. Ward an seinem „Lilienpilz" beobachteten grosse Aehnlichkeit[3]). Für *Botrytis* betrug der Durchmesser der innerhalb der Wand gelegenen Partie nur $^1/_4$ desjenigen

---

1) Es wurden nicht allein Zucker-, Pepton-, sondern auch gewöhnliche Nährgelatine als Unterlage benutzt.

2) Eine directe Schädigung der anstossenden Zellen war in beiden Fällen selten zu beobachten; dieselben starben nicht früher ab als die übrigen Zellen des Moosblattes.

3) Vergl. die Abbildungen zu der schon citirten Arbeit Fig. 57 β, 46. — Ausserdem Miyoshi, Jahrb. f. wiss. Botanik 1895, p. 280; auch De Bary, Morphologie u. Biologie der Pilze, 1884, p. 390.

einer gewöhnlichen Hyphe. Dies Verhalten scheint übrigens von der Natur des Materials, welches durchbohrt wird, abhängig zu sein und zugleich mit demselben eine Aenderung zu erfahren. So giebt z. B. Miyoshi für Collodium gerade das Gegentheil an, d. h. die Hyphen verdickten sich innerhalb einer solchen Membran ganz erheblich. Gelegentlich findet überhaupt keine Aenderung statt, z. B. bei Zwiebelepidermen.

Die bei den zuletzt beschriebenen Versuchen mit *Botrytis* sich offenbarende geringere Giftigkeit derselben steht mit den Ergebnissen früherer Versuche mit Moosblättern in einem gewissen Gegensatz. Eine Abschwächung derselben durch zu starken Thauniederschlag kann nicht in Betracht kommen, da ein solcher nur in so geringem Maasse vorhanden war, dass er mit unbewaffnetem Auge kaum erkennbar war. Eine Erklärung dieser Erscheinung dürfte vielmehr dahin abzugeben sein, dass die auftretenden Giftstoffe durch die Querwände, welche die Communication mit der Gelatine herstellen, derart schnell verdünnt resp. abgeleitet werden, dass sie ihre Wirkung theilweise einbüssen. Ausgeschlossen ist nicht, dass auch der Plasmakörper unter den obwaltenden Umständen gegen die giftige Wirkung gefeiter ist[1]).

Ziehen wir jetzt die praktischen Consequenzen aus obigen Versuchen. Zunächst besteht zwischen den Resultaten der früher mit *Botrytis* an Pflanzen mit subepidermalen Verletzungen angestellten Experimenten und den der zuletzt beschriebenen der wesentliche Unterschied, dass erstere negativ ausfielen, letztere dagegen zu einer Infection führten. Welches ist nun die Ursache dieses verschiedenen Verhaltens unter Umständen, die im Princip doch dieselben Factoren aufwiesen?

Wie aus den Moosblattversuchen hervorging, war das schliessliche Gelingen einer Infection fast ausschliesslich dem guten Ernährungszustande des Pilzes zu danken, indem derselbe so durch kräftige Secretion giftig wirkender Stoffe die Zellen des Blattes vorher tödten konnte. Zu dieser Wirkung wäre nicht das stellenweise Eindringen der Hyphen nothwendig gewesen. Da nun bei subepidermalen Verletzungen ein Austreten von Substanzen, die als Nährstoffe fungiren könnten, in derartigen Mengen nicht stattfindet, so wird mit dem

---

1) Wenn reine Gelatine (5—10 %) als Unterlage der Moosblätter diente, war die Wirkung der Pilzkeimlinge ebenso schwach wie bei den früheren Versuchen mit untergetauchten Blättern.

Mangel an Nahrung auch die stärkere Giftwirkung ausbleiben [1]). Es ist dies ein Umstand von grosser Bedeutung, der das verschiedene Verhalten des Pilzes theilweise erklärte.

Waren in diesem Falle die austretenden Stoffe nur indirect betheiligt, so können dieselben, wie wir an den Moosblattpräparaten sahen, auch direct als Reizmittel eine Rolle spielen. Da dieselben jedoch nur in den Querwänden nach aussen gelangen, so muss auch bei subepidermalen Verletzungen der Pilz innerhalb dieser eindringen. Um also in den inneren Gewebekörper zu gelangen, muss der Pilz, auf bekannte Verhältnisse übertragen, eine Cellulosemembran durchbohren, deren Dicke der Querdurchmesser der Epidermiszellen repräsentirt. Dieser Vorgang würde aber so lange dauern, dass die übrigen zum Gedeihen des Pilzes nothwendigen Factoren (z. B. Feuchtigkeit) sicherlich eine Wandlung zu Ungunsten desselben erfahren hätten [2]). Eine Schätzung gestatteten ja schon die Beobachtungen an den Moosblättern, nach denen verschiedene Tage vergehen mussten, ehe erst die Hälfte des Durchmessers der Moosblattzellen durchbohrt wurden. Erschwerend fällt aber bei den Versuchen mit subepidermalen Verletzungen noch Folgendes ins Gewicht. Soll z. B. ein *Botrytis*-Keimling eine Cellulosewand ihrer Länge nach ohne sonstige Nahrungszufuhr durchdringen, da die austretenden Reizstoffe als solche nicht in Betracht kommen, ausserdem die giftigen Wirkungen durch den die Spore umgebenden Wassertropfen beseitigt sind [1]), so müssen, um das Energiegleichgewicht nicht zu gefährden, sowohl die in der Spore sich findenden Reservestoffe als auch die durch Umwandlung der Cellulose gewonnenen Nährstoffe zur Bestreitung des zum Durchbohren nothwendigen Energieaufwandes ausreichen. Erstere dürften aber nicht lange vorhalten, da dieselben zur Bildung des Keimschlauches dienen mussten, letztere dagegen wenig in Betracht kommen, wie man aus der ungenügenden Eigenschaft todten Holzes als Nährsubstrat für *Botrytis* schliessen kann. Unter diesen Umständen ist es wohl erklärlich, dass im Allgemeinen subepidermale Verletzungen in der Natur zur Erzielung einer Infection nicht in Betracht kommen.

---

1) Wir rechnen hierbei mit der Eventualität einer stärkeren Thaubildung, da im entgegengesetzten Falle eine Infection so wie so stattfinden würde, die Bedeutung der subepidermalen Verletzung also gar nicht hervorträte.

2) Dies lässt sich selbst bei den künstlich angestellten Versuchen, trotz aller Vorsicht, nicht vermeiden.

Hatte ich mich zuletzt nur mit *Botrytis* beschäftigt, so kehre ich jetzt zu *Penicillium* etc. zurück.

Die soeben an dem Beispiel von *Botrytis* besprochenen Verhältnisse haben auch für *Penicillium* Giltigkeit, nur kommt noch in Betracht, dass, abgesehen von der Giftwirkung, welche ich noch zu besprechen haben werde, allein die weit geringer ausgebildete Fähigkeit, Membranen zu durchbohren, schon genügt, um eine Infection unmöglich zu machen.

Nachdem wir bisher gesehen hatten, dass die besprochenen Pilze in lebende Zellen nicht eindringen können, möchte ich jetzt untersuchen, inwieweit eine Infection durch vorheriges Abtödten ermöglicht werden kann. Aus früheren Versuchen hatte sich schon ergeben, dass selbst bei üppigem Wachsthum eine Schädigung lebenskräftiger Zellen nicht stattfindet, selbst bei jungen, zarten Epidermen. War es nach diesen Ergebnissen eigentlich vorauszusehen, dass bei der Keimung von *Mucor*- oder *Penicillium*-Sporen keine giftig wirkenden Secrete gebildet werden, die bei *Botrytis* eine so bedeutende Rolle spielen, so habe ich dies experimentell noch einmal geprüft. Da es ausserordentlich schwer ist, auf Blättern im Thautropfen die Sporen dieser Pilze zum Keimen zu bringen[1]), ausserdem eine zu grosse Wassermenge vermieden werden sollte, so griff ich zu dem Hilfsmittel, dass ich die Blätter mit Traubenzucker oder Pepton, in festem, fein zertheilten Zustande, kaum merklich bestäubte, und dann nach vorherigem Bestreuen mit Sporen einen feinen Thauniederschlag hervorrief. Die nun gut keimenden Sporen hinterliessen jedoch nicht die geringsten schädlichen Spuren[2]).

Nach Allem können wir also mit Sicherheit annehmen, dass im Allgemeinen von *Penicillium* etc. giftig wirkende Enzyme im Gegensatz zu *Botrytis* nicht ausgeschieden werden. Hiermit ist selbstverständlich nicht ausgeschlossen, dass in bestimmten Fällen eine

---

1) Dieselben keimen nur bei Gegenwart bestimmter Stoffe. Vergl. Benecke, Die zur Ernährung der Schimmelpilze nothwendigen Metalle. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVIII, p. 501.

2) Versuche mit Injection scheiterten meist an dem Ausbleiben der Keimung. Allerdings hatte ich einmal Gelegenheit, unter einer grösseren Menge aufgegangener *Penicillium*-Sporen in der Markhöhle von *Vicia Faba* mehrere (2—3) abgestorbene Zellen zu beobachten (kenntlich an eingetretener Braunfärbung der Plasmakörper). Zu berücksichtigen wäre hierbei einmal die Zahl der Sporen, andererseits die Beschaffenheit der Zellen, die, wie man dies an derartigen Stellen leicht beobachten kann, zum Theil aus dem Gewebeverbande gelöst sind. Allgemeinere Schlüsse lassen sich jedenfalls hieraus kaum ziehen.

derartige Secretion eintritt. So geschieht dies wahrscheinlich bei der Durchbohrung von Cellulosemembranen. Dass aber solche, die Cellulose angreifenden Stoffe auch auf die Structur des Plasmakörpers nicht ohne Einfluss sein werden, ist höchst wahrscheinlich. Es ist dies ein Umstand, der bei dem parasitären Vorkommen auf Früchten neben den bereits angeführten Factoren als mitbetheiligt nicht ausser Acht zu lassen ist. Mit *Botrytis* verglichen, ist aber die Wirkung dieses Stoffes bei Weitem geringer und dies ist wohl auch der Grund, weshalb *Penicillium* beim Durchbohren von Cellulosehäuten bedeutend länger an Zeit gebraucht als jener Pilz. Nach Miyoshi vermag nämlich z. B. *Penicillium* ein Goldschlaghäutchen relativ schnell zu durchdringen. Wo es sich also um rein mechanische Thätigkeit handelt, tritt der Unterschied *Botrytis* gegenüber mehr zurück, ein Beweis, dass die chemische Wirksamkeit an der Verschiedenheit des Verhaltens hauptsächlich betheiligt ist, da sonstige Factoren nicht in Betracht kommen[1]).

Stelle ich jetzt, nachdem im Vorhergehenden die Eigenschaften von *Penicillium* und *Mucor* von verschiedenen Gesichtspunkten aus beleuchtet worden waren, diese Gruppe von Pilzen *Botrytis* gegenüber, so ergeben sich folgende zwei Unterschiede in Bezug auf die Möglichkeit parasitärer Lebensweise: 1. *Botrytis* vermag als Keimling durch Giftwirkung sich einen Weg in lebende Pflanzen zu bahnen, *Penicillium* nicht. 2. *Botrytis* vermag sich ebenfalls durch Giftwirkung in lebenskräftigem Gewebe zu erhalten; *Penicillium* dagegen nur in solchem von geringer Lebensenergie. Wie hieraus zu ersehen, beruht also der Unterschied in letzter Linie nur auf chemischen Eigenschaften.

Habe ich mich bisher neben dem Verhalten der Pilze mit der Wirthspflanze nur in so weit beschäftigt, als deren Eigenschaften einer Infection mehr oder weniger ungünstig gegenüberstanden, so möchte ich jetzt noch mit einigen Worten auf einen Factor eingehen, welcher auf das Vordringen des Parasiten nicht ohne Einfluss ist, nämlich die Reaction der Pflanze.

Im Gegensatz zu den durch echte Parasiten meist hervorgerufenen höchst complicirten Wachsthumsvorgängen in der Wirths-

1) Nach den Untersuchungen Behrens', p. 550 (citirt auf p. 33) sollen *Penicillium* und *Mucor* im Gegensatz zu *Botrytis* reine Cellulose überhaupt nicht zu lösen resp. zu verändern vermögen, wohl dagegen Intercellularsubstanz. Die Durchbohrung einer Zellmembran würde demnach rein mechanisch erfolgen.

pflanze, haben wir es in so fern mit sehr einfachen Verhältnissen zu thun, als fast ausschliesslich die durch Wundreiz (in Folge Zerstörung lebender Gewebe) veranlasste Thätigkeit sowie deren Producte in Betracht kommen [1]).

Gehen wir, um ein in der Natur häufig vorkommendes, zugleich übersichtliches Beispiel zu gebrauchen, von einer äusseren Wundstelle aus. Angenommen, es gelingt irgend einem Pilz (*Botrytis* oder *Penicillium* etc.) an einer solchen Stelle sich anzusiedeln und Mycel zu bilden, indem günstige Feuchtigkeitsverhältnisse obwalten, so ist derselbe zunächst auf die Stoffe angewiesen, welche die in Folge der Verletzung abgestorbenen Zellen liefern. Einzelne Hyphen werden dann in die vorhandenen Intercellularen eindringen. Unterdessen findet aber auch eine Reaction des angegriffenen Pflanzentheiles statt, indem tiefer gelegene Gewebe-Partien sich zu theilen beginnen und ein lückenloses Wundparenchym bilden. Ein weiteres Vordringen des Pilzes wird also davon abhängen, in wie weit derselbe durch Tödten des Gewebes die Bildung des Wundkorkes verhindert, da letzterer ein Durchbohren, wenn auch nicht immer unmöglich macht, so doch mindestens stets stark verzögert. Es wird so zwischen Wirth und Parasit ein Kampf auf Leben und Tod entstehen, in dem bald der eine bald der andere unterliegt. Für *Botrytis* fällt allerdings, wie wir wissen, dieser Kampf meist siegreich aus, wird aber immerhin von der Regenerationsfähigkeit

1) Es dürfte hier der Ort sein, beiläufig zwei Erscheinungen zu erwähnen, welche eine Reaction der einzelnen Zelle gegenüber einem auf sie gerichteten Angriff des Pilzes darstellen, obwohl ein sichtbarer Einfluss auf den Verlauf der Infection nicht erkennbar ist. Bei den Versuchen mit *Tradescantia*-Blättern, welche mit *Botrytis*-Sporen bei geringer Feuchtigkeit bestreut worden waren, zeigte sich nämlich, dass in den Epidermiszellen, an deren Aussenwand der Pilzkeimling ein Appressorium gebildet hatte, der Zellkern stets direct nach der Angriffsstelle wanderte und seinen Platz dicht unter derselben einnahm. Befand sich das Appressorium an der Vereinigungsstelle dreier Querwände, so fanden sich die Kerne der drei anstossenden Zellen in den Winkeln dicht an den Aussenwänden ein. Sonst war ein schädlicher Einfluss des Parasiten noch nicht bemerkbar: derselbe gab sich erst spater durch das Zerfallen des Kernes zu erkennen. Anders gestaltete sich der Einfluss des Pilzes auf die chlorophyllführenden Moosblattzellen. Selbst an den Stellen, wo in Folge Untertauchens der Moosblätter ein Abtödten der Zellen durch den Pilzkeimling unmöglich gemacht worden war, zeigte sich, dass die Chlorophyllkörner sich aus der nächsten Nähe des Appressoriums zurückzogen, bisweilen sogar ganze Zellhälften vermieden. Der Plasmaschlauch hatte sich nicht zurückgezogen. Bei anderen Versuchen, die mit dem Tode der Zellen endeten, fanden sich häufig die Chlorophyllkörner in einer Ecke dicht zusammengedrängt. Bei allen diesen Erscheinungen ist wohl zu berücksichtigen, dass die Einwirkung des Pilzes streng localisirt ist.

der befallenen Pflanze abhängen. Jede Verzögerung ist aber für den Parasiten von Schaden, da die sonst günstigen Umstände in der Natur leicht Wandlungen unterworfen sind. Eine Verzögerung findet schon dann statt, wenn der Pilz, anstatt in den Intercellularräumen, sich von Zelle zu Zelle durcharbeiten muss[1]).

Für weniger giftig wirkende Parasiten wird die Reactionsfähigkeit des Wirthes von noch grösserer Bedeutung sein, und so den Anlass dazu bieten, dass nicht nur bestimmte Organe, sondern selbst ganze Pflanzen von demselben verschont bleiben können, da sich dieselben Vorgänge in jedem Augenblicke an der Grenze zwischen Mycel und gesundem Gewebe des Wirthes wiederholen[2]). *Penicillium* etc. sind daher, selbst wenn es ihnen gelungen sein sollte, eine oder mehrere Zellen durch „Uebermacht" zu tödten, von einer parasitären Lebensweise ausgeschlossen. Günstig dagegen wird für sie sowohl wie für alle hierher gehörigen Pilze die ausserordentlich geringe Regenerationsfähigkeit der Gewebe ausgereifter Früchte sein.

Zum Schlusse endlich möchte ich noch mit wenigen Worten auf das Wesen des Parasitismus, wie er uns in *Botrytis* als Vertreter einer grösseren Gruppe von Pilzen entgegentritt, eingehen. Wie wir gesehen haben, ist die Lebensweise dieses Pilzes von Beginn der Keimung an durchweg rein saprophytisch. In todtes Gewebe dringt er ein, in todtem Gewebe vegetirt er weiter. Während bei vielen echten Parasiten mit dem Tode der Wirthspflanze das symbiotische Verhältniss gelöst wird und der Parasit ebenfalls zu Grunde gehen muss, sehen wir hier in directem Gegensatz erst nach dem Tode des Wirthes die Vegetation des Pilzes beginnen. Aus diesem Grunde ist die v. Tubeuf'sche Bezeichnung Hemisaprophyt entschieden derjenigen De Bary's Hemiparasit vorzuziehen[3]).

1) Z. B. einschichtige Moosblätter.

2) Behrens (citirt auf p. 38), p. 583, hat mit *Penicillium* einen Versuch angestellt, welchen ich hier kurz erwähnen möchte. Da die Temperatur in gewissen Grenzen auf das Wachsthum des Pilzes von keinem merklichen Einfluss ist, so wurden derartige *Stapelia*-Pflanzen, nachdem Wunden mit *Penicillium* inficirt worden waren, zur Verminderung der Lebensenergie in 5—6° C. Lufttemperatur gehalten. Ein Vordringen des Pilzes fand jedoch nicht statt. — Es ist jedoch wahrscheinlich, dass in gewissen Fällen ein derartiger Umstand auf das Vordringen eines Parasiten von Bedeutung ist. Vergl. auch p. 21.

3) Der Einfachheit wegen habe ich *Botrytis* in den vorhergehenden Abschnitten kurzweg „Parasit" genannt.

An die vorliegenden Untersuchungen würde sich naturgemäss, wie dies auch meine Absicht war, das Studium der echten Parasiten anschliessen. Obwohl gerade hierfür eine grosse Zahl wichtiger Angaben aus der Praxis, in Folge der hohen wirthschaftlichen Bedeutung der hierher gehörigen Krankheitserscheinungen, vorliegen, musste ich leider die schon begonnenen Versuche aus Mangel an geeignetem, keimfähigen Sporenmaterial abbrechen. Bei einer Arbeit, wie ich sie im Vorhergehenden durchgeführt habe, ist man naturgemäss an einen bestimmten Vertreter einer grösseren Pilzgruppe gebunden. Sobald es nun nicht auf den Zeitpunkt ankommt, bietet es wenig Schwierigkeiten, Sporen dieses Pilzes zur Keimung zu bringen, die Unregelmässigkeiten bei derselben sind es aber, die ein erfolgreiches Arbeiten in genanntem Sinne ausserordentlich erschweren, wenn nicht zur Unmöglichkeit machen. Diese Unregelmässigkeit äussert sich nicht nur in der ungleich langen Keimungsdauer gleichalteriger Sporen, sondern hauptsächlich in den Schwankungen, welche die Keimfähigkeit in Folge von unbekannten Einflüssen innerhalb kurzer Zeitperioden erfährt. So keimen frische *Peronospora*-Conidien in der ersten Zeit ausgezeichnet, nach 3—4 Tagen hat jedoch die Keimfähigkeit meist aufgehört; Uredineen behalten dieselbe wohl längere Zeit bei, aber der Umstand, dass selbst Sporen von relativ gleichem Alter in ihrer Gesammtheit sich äusserst verschieden[1]) verhalten, machen eine zeitweilige Ergänzung illusorisch. Künstliche Anreizung zur Keimung, z. B. durch Behandlung mit Anästhetica vermag wohl für einige Tage helfen, kommt aber bei einer längeren Arbeitszeit, wie sie zu diesen Versuchen nöthig ist, nicht in Betracht. Es wird also die Aufgabe weiterer Forschung sein müssen, diese Verhältnisse erst klarzulegen, um ein erspriessliches Arbeiten zur Förderung unserer Frage zu ermöglichen.

Zum Schluss möchte ich nicht versäumen, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Hofrath Prof. Dr. Pfeffer, auf dessen Anregung ich die vorstehende Studie unternommen habe, für die vielfachen mir zu Theil gewordenen Rathschläge meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

---

1) Die Keimfähigkeit ist vielleicht periodischen Schwankungen unterworfen, wie dies z. B. für *Euphrasia* von Heinricher angegeben wird. Jahrb. f. wiss. Botanik 1897, Bd. XXXI, p. 122 u. 123.

Ueber das Verhalten der Krustenflechten beim Zusammentreffen ihrer Ränder.

Zugleich ein Beitrag zur Ernährungsphysiologie der Lichenen auf anatomischer Grundlage.

Von

Georg Bitter.

Mit 14 Zinkographien.

Die verschiedenen Gruppen der Laub-, Strauch- und Gallertflechten sind in anatomischer Hinsicht schon seit den fünfziger und sechziger Jahren eingehend untersucht worden; besonders die umfassenden Arbeiten der Gebrüder Tulasne und Schwendener's verschafften uns einen Einblick in die Mannigfaltigkeit der Ausbildung, welche der Thallus dieser Gewächse zeigt. Im Gegensatz dazu war der anatomische Aufbau der Krustenflechten und damit zugleich ihr Verhalten zum Substrat bis vor gar nicht langer Zeit fast unbekannt. Die Systematiker berücksichtigten naturgemäss vornehmlich die für die Artenunterscheidung wichtigen Fruchtmerkmale, den vegetativen Thallustheil unserer Lichenen dagegen erst in zweiter Linie und dann auch fast nur nach dem makroskopischen Befunde. Erst in neuester Zeit ist von verschiedenen Forschern begonnen worden, diese Lücke in der Flechten-Anatomie auszufüllen. Zu nennen sind, abgesehen von Reinke's in dieser Hinsicht mehr anregenden als selbst erschöpfenden „Abhandlungen über Flechten[1]), besonders Neubner's Untersuchungen über die Calicieen[2]), Bach-

---

1) Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVIII, p. 70—150, 359—486; Bd. XXIX, p. 171—236.

2) „Untersuchungen über den Thallus und die Fruchtanfänge der Calycieen." Wissensch. Beilage zu d. IV. Jahresber. d. Kgl. Gymnasiums zu Plauen i. V., Ostern 1893.

mann's[1]) und Fünfstück's[2]) Arbeiten über die Kalkflechten, die Abhandlung von Lindau „Ueber Wachsthum und Anheftungsweise der Rindenflechten“[3]) und die von Darbishire „Die deutschen Pertusariaceen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Soredienbildung“[4]). Mit Ausnahme der Kalkflechten harrt, von wenigen, beschränkten Gruppen abgesehen, das Heer der steinbewohnenden Kryoblasten noch der anatomischen Bearbeitung. Minks hat allerdings in der „Syntrophie“ und „Protrophie“ gerade von diesen Flechten viele behandelt, jedoch weichen seine Anschauungen so sehr von Allem ab, was als fester Besitz der lichenologischen Forschung anzusehen ist, dass ich es nicht unternehmen möchte, seine Darlegungen überhaupt zu discutiren[5]).

Das Verhalten der Rindenflechten zum Substrat ist uns schon früher durch Frank's Arbeit: „Ueber die biologischen Verhältnisse des Thallus einiger Krustenflechten“[6]) bekannt geworden, welche neuerdings durch Lindau's bereits erwähnte Studien mehrfache Berichtigungen und wesentliche Ergänzungen erfahren hat. Auch über die anatomischen Veränderungen, welche beim Zusammentreffen zweier Thalli von Kryoblasten in deren Randpartien zu bemerken sind, macht Lindau bereits einige Angaben. Unsere Arbeit, welche gerade diese Verhältnisse einer umfassenderen Prüfung unterziehen will, schliesst sich somit in dieser Hinsicht an die Lindau's an.

Wir werden im Verlaufe der Untersuchung oftmals Gelegenheit haben, bisweilen sogar genöthigt sein, an die Darstellung des betr.

1) Der Thallus der Kalkflechten. Wiss. Beil. z. Progr. d. Realschule z. Plauen i. V., Ostern 1892. — Die Beziehungen der Kalkflechten zu ihrem Substrat. Ber. d. Deutschen Botan. Gesellsch., VIII, p. 141.

2) Die Fettabscheidungen der Flechten. Fünfstück's Beitr. z. wiss. Botanik, I. Stuttgart 1895.

3) In „Lichenologische Untersuchungen“, Heft I. Dresden, Heinrich, 1895.

4) Engler's Jahrb., XXII, p. 593—671.

5) Der Autor der „Protrophie“ hat dies vorausgesehen. Er sagt p. 202 und 203: „Das vorausgesagte Verfahren der Ablehnung meiner Arbeit über die Syntrophie, das bereits in recht augenfälliger Weise zur That geworden ist, wird auch dieser neuen Errungenschaft gegenüber angewendet werden. Freilich wird die Fortsetzung dieses Verfahrens mit dem Fortschritte meiner Forschungen für meine Gegner selbst immer bedenklicher und verfänglicher. Jedenfalls beansprucht dieses Verfahren alle Milde der Beurtheilung. Bis dass die Zeit gekommen sein wird, wo es sich von selbst verbietet, soll diese Milde daher in Zukunft nach Kräften walten.“ — Möge auch mir noch diese gütig zugesagte Milde zu Theil werden.

6) Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, II.

anatomischen Befundes physiologische Betrachtungen verschiedener Art anzuknüpfen, so über Ernährungsverhältnisse, über Wachsthumsintensität, über Ausscheidung von Stoffen, die anderen benachbarten Flechten nachtheilig sind u. a. m. Dass solche Fragen in den Rahmen dieser Arbeit hereingezogen worden sind, soll durch den ihrem Titel ergänzend beigefügten Zusatz angedeutet werden.

Die Untersuchungen sind im botanischen Institute der Universität Berlin ausgeführt worden, dessen Leiter, Herrn Geheimrath Schwendener, ich für die vielfache Förderung meiner Studien dankbar bin. Eine werthvolle Unterstützung bei der Beschaffung des für die Arbeit nöthigen, reichen Materiales erhielt ich seitens der Herren Dr. F. Arnold (München) und H. Sandstede (Zwischenahn). Durch die Güte des Herrn Dr. Lindau war mir die Benutzung des Flechtenherbars des Berliner Museums ermöglicht. Allen meinen herzlichen Dank!

I. Ueber das Verhalten von Individuen derselben Art beim Zusammentreffen ihrer Ränder.

A. Sofortige Verschmelzung der aneinander stossenden Thalli ohne Bildung von Abgrenzungssäumen.

1. *Variolaria globulifera.*

Bevor wir uns der Betrachtung der in der Capitelüberschrift erwähnten Erscheinungen zuwenden, empfiehlt es sich, vorerst den frei auf dem Substrat sich ausbreitenden Saum der *Variolaria* in seiner nach den Umständen verschiedenen Ausbildung zu untersuchen.

Die Ränder dieser und verwandter Flechten sind oft bei ungestörter, glatter Ausbreitung durch eine eigenthümliche, in Zonen vertheilte Färbung ausgezeichnet. Zu äusserst befindet sich ein mehr oder minder weisser Saum, an den sich centripetal eine weitere, dunkle Umsäumung anschliesst, die besonders, wenn sie etwas breiter ausgebildet ist, nach innen zu eine allmähliche Abstufung in der Farbenintensität hervortreten lässt. Innen folgt auf sie eine in der Farbe dem äusseren Saum noch ähnelnde, wenngleich meist schon ziemlich grüne Zone, die dann unmerklich in das monotone, dunkle Graugrün des Thallus überleitet. Bisweilen wiederholt sich jedoch diese Zonenbildung in stets matteren Farben-

tönen nach innen zu noch ein-, zwei- oder gar noch mehrmals. Die Farbenvertheilung der Randzonen erinnert daher, besonders in letzterem Falle, bis zu einem gewissen Grade an drei Kryptogamen, die einer ähnlichen Anordnung verschiedenfarbiger Zonen ihren Artnamen verdanken: die Meeresalge *Padina pavonia*, die Flechte *Cora pavonia* und *Polyporus versicolor*. Die Aehnlichkeit mit der Oberseite des zuletzt Genannten wird noch dadurch erhöht, dass bei *Variolaria* oft ein gewisser Seidenglanz in der gezonten Partie hervortritt.

Darbishire erwähnt in seiner Pertusariaceen-Arbeit p. 643 ff. bei *V. globulifera* Folgendes über unsern Gegenstand: „Die Fäden der äusseren Rinde, welche später weisslich erscheinen, laufen hier ungefähr an der Stelle aus, wo die Gonidienschicht als solche aufhört, oder etwas näher am Rande und zwar in braungefärbte Hyphen. Ueber die Bedeutung dieser braunen Färbung, welche bei der lebenden Pflanze, von oben gesehen, als concentrisch verlaufende, dunkle Linie erscheint, bin ich mir nicht recht klar geworden (Fig. 18*h*, siehe auch Fig. 12)."

Es ist mir gelungen, eine Abhängigkeit der Bildung dunkler Zonen an den Rändern der Pertusariaceen und anderer Flechten von ihrem Standorte nachzuweisen. Je freier die betreffenden Bäume, an denen sie wachsen, stehen und je mehr die Lichenen in Folge dessen den Unbilden der Atmosphärilien, besonders den austrocknenden Winden und der Wirkung directer Besonnung ausgesetzt sind, desto ausgeprägter treten die dunklen Zonen hervor. Chausseebäume sind daher die besten Fundstätten für diese Erscheinung; sie sind es gerade, an denen die Variolarien oft jene mehrfachen, nach dem Thalluscentrum zu immer matter gefärbten Zonen ausbilden. Ganz entgegengesetzt verhalten sich die Flechten im schützenden Walde; manchmal ist eine feine, schwarze Linie noch auf dem im Uebrigen schneeweissen Rande zu erkennen, meistens aber fehlt selbst diese.

Eine weitere Erscheinung, welche die Randausbildung von einer andern Seite beleuchten hilft, mag im Anschluss an die Darstellung des Verhaltens unserer Flechten im Walde behandelt werden. Unter den Borkenstücken von Chausseebäumen, die auf ihrer Aussenseite *Variolaria globulifera* mit einem deutlich ausgeprägte Zonenbildung zeigenden Rande trugen, befanden sich manche (besonders solche von *Aesculus*), die nach ihrer Abtrennung vom Baume erkennen liessen, dass sie nur noch zum kleineren

Theil mit ihrer Unterlage zusammengehangen hatten. An denjenigen Partien der Unterseite dieser Borkenstücke, die sich bereits früher von der Rinde abgelöst hatten, beobachtete ich mehrfach, dass der *Variolaria*-Thallus in den so entstandenen, engen Spalt hineingewachsen und an die Rückseite des betr. Borkenstückes angeschmiegt, eine ziemlich ansehnliche Strecke in den doch wohl nur wenig Licht einlassenden Raum vorgedrungen war. Nahe dem Rand der Spalte führt der Thallus noch Gonidien, weiter innerhalb breiten sich die rein weissen Hyphen in der bekannten, fädigen, schwach dendritischen Art aus, ohne dass auch nur eine Spur von Zonenbildung durch geschwärzte Spitzen oberer Hyphen zu bemerken wäre.

Verfolgen wir nunmehr die Entstehung der schwärzlichen Linien anatomisch! Der Saum der epiphloeodischen Pertusariaceen ist, wie der anderer Krustenflechten, rein weiss. An geschützten Stellen, wie z. B. in geschlossenen Waldbeständen und in den soeben erwähnten, engen Borkenspalten selbst freistehender Bäume treffen wir ihn denn auch in diesem Zustande unverändert an. Wächst aber ein Thallus in mehr exponirter Lage, wo er einem unregelmässigen Wechsel von Trockenheit und Feuchtigkeit unterworfen ist, so ist sein Verhalten ein abweichendes. Nehmen wir an, sein Rand sei während einer feuchteren Periode weiter auf der Baumrinde vorgerückt, so ermangeln die äussersten, lebhaft wachsenden Hyphenspitzen noch durchaus des Schutzes, der den älteren Theilen des Thallus durch seine Rinde zu Theil wird. Folgt nun ein trockener Wind oder auch grössere Hitze, so werden diese Hyphenspitzen geschädigt und ihre Membranen nehmen dabei eine schwärzliche Färbung an [1]). Durch die Thätigkeit später nachrückender Hyphen werden sie emporgedrängt, indem diese nun das Randwachsthum fortsetzen. So erscheint auf Querschnitten durch den Rand auf der Oberseite des sonst rein weissen Thallus an der Stelle, die der makroskopischen Zonenlinie entspricht, eine Schicht dunkel gefärbter Hyphenspitzen (vergl. Darbishire's Fig. 18 und 36). Es ist beachtenswerth, dass diese auf dem Querschnitt doch nur wenig in Betracht kommenden Gebilde in ihrer Gesammtheit

1) Ein Weiterwachsen der dunkel gefärbten Hyphenenden habe ich nicht bemerken können, deshalb bleibt die Zonenbildung, besonders makroskopisch, so deutlich. Wie weit das Aufhören des Spitzenwachsthums Veranlassung zum Aussprossen von Zweighyphen an den älteren Theilen der betroffenen Mycelfäden ist, liess sich in dem Hyphengewirr nicht erkennen.

die makroskopisch recht auffälligen Zonen zu bilden vermögen. Mit der nach aussen fortschreitenden Rindenbildung werden die älteren Zonen allmählich immer undeutlicher; andere, ungefärbte Hyphen drängen sich zwischen die zonenbildenden ein, deren dunkle Spitzen im Laufe der Zeit nach aussen abgestossen werden. Zuletzt ist die ehemalige Zonenlinie völlig verschwunden, an ihre Stelle ist das gleichförmige Graugrün des berindeten Pertusariaceen-Thallus getreten. Während dieses Processes können sich natürlich am Rande wieder neue Zonen gebildet haben, die später ein gleiches Schicksal wie die beschriebene erleiden.

Dass gerade unter den Pertusariaceen diese Zonen eine so auffällige Ausbildung erlangen, liegt in der extremen Epiphloeodie begründet, welche die dabei zu berücksichtigenden Arten auszeichnet und die sich sogar auf das Wachsthum des äussersten Randes erstreckt. Daher die völlige Ungeschütztheit des jugendlichen Randes! Bei andern Epiphloeoden liegen die Verhältnisse insofern anders, als ihr Thallusrand bei seinem Weiterwachsen durch die oberflächlichsten Peridermlagen bedeckt wird, also mehr oder minder hypophloeodisch ist. Jedoch können die soeben beschriebenen Zonen auch bei solchen Flechten unter gewissen Umständen auftreten; bei *Lecidella enteroleuca* werden wir uns noch mit einem derartigen Vorkommniss zu beschäftigen haben.

Diese Erscheinung ist unter den Pertusariaceen eine ziemlich verbreitete. Die Aehnlichkeit im anatomischen Verhalten des Randes, welche die ausgesprochenen Epiphloeoden unter ihnen wie *Pertusaria communis*, *Variolaria amara* mit *V. globulifera* haben, tritt auch in der unter den nämlichen Umständen wie bei letzterer stattfindenden Zonenbildung hervor, so dass wir berechtigt waren, im Vorhergehenden bei *V. globulifera* schon von den andern sich gleich verhaltenden Pertusariaceen zu reden.

Ein Blick auf zwei einander begegnende *Variolaria*-Thalli lehrt uns, dass die an frei wachsenden Rändern zu beobachtende oben beschriebene Zonenbildung nicht ohne Weiteres mit der Abgrenzung durch besonders gefärbte, aus eigenartig in ihrem Wachsthum veränderten Hyphen entstandene Säume, die wir später zu betrachten haben werden, zu vergleichen ist. Sehen wir doch, dass hier nach dem Zusammentreffen zweier der gleichen Art angehörender Individuen bald jede Spur einer Trennung zwischen ihnen verschwindet, so dass nur noch nach den äusseren Umrissen des betr. Thallus-Complexes auf seinen Ursprung aus zwei ge-

trennten Individuen geschlossen werden kann. Auch das mikroskopische Querschnittsbild führt zu dem gleichen, negativen Ergebnisse in Betreff der Sonderung in die Componenten; gleich nach dem Zusammenstoss kommt es zu einer derartigen, gegenseitigen Durchwachsung der Randpartien, dass ein einheitliches Hyphengeflecht resultirt[1]); die dunkleren Spitzen der oberflächlichen, zonenbildenden Hyphen verschwinden, sie gehen wohl durch Abstossung verloren, indem sich eine continuirliche Rindenschicht über die unter ihnen gelegenen Theile der sich begegnenden Thalli hinüberschiebt.

2. *Variolaria lactea* (L.) Ach.

Darbishire (l. c., p. 626) nennt den weissen Rand dieser Flechte treffend *Placodium*-ähnlich. Er hat dabei jedoch nur auf jene Thalli Rücksicht genommen, die auf Felsenflächen, welche dem vollen Tageslicht ausgesetzt sind, vegetiren. Dort ist der Rand in der That „deutlich, radial und quergefeldert“; er bildet einen zusammenhängenden, weissen Saum um den Thallus. Abweichend davon ist sein Aussehen aber dann, wenn er sich an Stellen ausbreitet, wo er weniger günstige Beleuchtungsbedingungen hat, wie dies bei Felsspalten der Fall ist. Dann ist der Rand nicht so einheitlich saumartig, selbst der Thallus gewinnt erst viel später als am vollen Lichte eine geschlossene Krustenform; er bleibt dünner und zwischen seinen zierlich dendritischen Verzweigungen tritt noch ziemlich weit innerhalb durch übrig gebliebene Lücken das als Substrat dienende Gestein hervor. Weiter innen schliessen sich natürlich die Thallus-Dendriten ähnlich wie bei den voll belichteten Exemplaren zu einer gefelderten Krustenfläche zusammen, welche wie jene Sorale entwickelt. Da die Thallusfarbe der *Variolaria* an den beschatteten Orten viel heller grau (fast

1) Reinhardt (Das Wachsthum der Pilzhyphen. Ein Beitrag zur Kenntniss des Flächenwachsthums vegetabilischer Membranen. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXIII, p. 510) constatirt ein gleiches Verhalten für *Peziza*: „Lasst man von zwei entgegengesetzten Seiten einer Gelatineplatte oder von zwei entfernten Orten einer Nährlösung zwei Mycelrasen derselben *Peziza*-Art gegeneinander wachsen, so verhalten sich die Hyphen so, als ob nur ein Mycel in der Kultur wüchse; die Hyphen beider Rasen nähern sich einander, ohne abweichende Bildungen vom regelmässigen Wachsthum zu zeigen, sie wachsen darauf durcheinander ohne Störungen hin, wie die Hyphen eines Mycels, unter Bildung von Anastomosen. Ganz anders gestaltet sich das Bild, sobald man Mycelrasen zweier verschiedener Arten in derselben Weise gegeneinander wachsen lässt.“

weiss) als bei den Lichtpflanzen derselben Art ist, so fällt dort auch der bei diesen bemerkbare Farbenunterschied zwischen dem grauen Thallus und dem weissen Rande fort.

Beim Zusammentreffen von zwei Individuen der *V. lactea* erfolgt Verschmelzung, die weissen Säume bäumen sich schwach gegeneinander auf, so dass eine etwas erhabene, wallartige Linie entsteht. Das weitere Wachsthum wird sistirt und es kommt zur Vereinigung der beiden Thalli.

3. *Pertusaria coronata* (Ach.) Th. Fr.

Zu Darbishire's Beschreibung (l. c., p. 603, 604) dieser durch einen eigenartigen, isidiösen Bau ausgezeichneten Flechte habe ich noch Einiges als Ergänzung zu bemerken: Die Farbe des Thallus ist nur im getrockneten Zustande, in welchem die Pflanze in den Herbarien vorliegt, „hellgrau", lebend zeigt sie ein ziemlich intensives Graugrün, welches den ihr durch von Zwackh gegebenen Namen *P. chlorantha* veranlasst hat. Ein solcher Farbenwechsel ist bei verschiedenen Lichenen zu bemerken [1]).

Mein Material gestattete mir, die Flechte in allen Altersstadien zu beobachten. Speciell für unsere Aufgabe kommt das Verschmelzen zweier auf einander stossender Thalli derselben Art in Betracht. Dasselbe erfolgt ähnlich wie bei *Variolaria globulifera* so vollständig, dass es bald unmöglich ist, die Linie, auf welcher die Vereinigung stattgefunden hat, anzugeben.

Diese Beispiele mögen als Belege für das auch bei andern Lichenen zu beobachtende Verschmelzen benachbarter Thalli genügen. Physiologisch ist es bemerkenswerth, dass durch das Zusammentreffen von zwei gleichartigen Individuen das Wachsthum beider sistirt wird [2]). Die beiderseitigen Hyphen verhalten sich zu

1) Als ein anderer, ähnlicher Fall, wo eine Flechte durch blosses Austrocknen ihre ursprünglich grüne Farbe in eine weisslich graue verwandelt, sei *Cora pavonia* erwähnt (siehe Johow, Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XV, p. 370 und sonst, Moeller, Flora, Bd. LXXV, 1893, p. 256, 265). Hier wie dort tritt beim Eintrocknen an die Stelle des im lebenden Thallus enthaltenen Wassers, welches die Farbe des ganzen Thallus mit Ausnahme des weissen Randes durch die Algen mit bedingt sein lasst, Luft, deren Anwesenheit das Durchschimmern der grünen Symbionten des Pilzes nicht erlaubt. Auch bei *Peltigera canina* ist der Farbenunterschied im durchfeuchteten und im trockenen Zustande ein ziemlich bedeutender; bei der Mehrzahl der Lichenen verblasst die Farbe beim Austrocknen weniger.

2) Bei manchen scheibenförmig sich ausbreitenden Algen lassen sich übrigens ähnliche Phänomene beobachten, z. B. *Phycopeltis Treubii*, *Coleochaete scutata*, *Melo-*

einander, als gehörten sie ein und demselben Thallus an und die sich über die beiden ursprünglich getrennten Organismen hinüberbreitende Rinde macht die Verschmelzung vollkommen.

An einem morschen, umgestürzten Eschenstamm, der zwischen Holz und Rinde von Rhizomorphen durchzogen war, fand ich diese Flechte in noch lebendem Zustande, während andere in der Nachbarschaft vorhandene Lichenen bereits abgestorben waren; ein Zeichen für die verschiedene Empfindlichkeit der Flechten gegen derartige Aenderungen des Substrates. Der weisse Rand unserer *Pertusaria* sandte seine einzelnen Hyphen fädig aus, die Pflanze schien auf der sehr feuchten Unterlage gut zu gedeihen.

Im weiteren Verlaufe dieser Arbeit werden wir noch einige Beispiele aus anderen Flechtengruppen kennen lernen, bei denen Verschmelzung ohne Saumbildung vorkommt (*Lecanora campestris*, p. 56, Anmerk. 3; *Haematomma coccineum*, p. 76).

B. Bildung von Abgrenzungssäumen.

1. *Graphis scripta* (L.) Ach.

Moeller weist in seiner noch mehrfach zu erwähnenden Dissertation[1]) (p. 36, 37) darauf hin, dass bei *Gr. scripta* in seinen Kulturen eine Braunfärbung der Hyphen der Rindenschicht eintrat. Ferner berichtet er über seine Kulturexemplare: „Die über der eigentlichen Rindenschicht liegende, lockere Hyphenlage behält ihre weisse Farbe dagegen bei. Da diese letztere Lage nicht mehr gleichmässig stark entwickelt war, so zeigte der Thallus die verschiedensten Färbungen vom reinen Weiss durch ein mitunter etwas grünliches Braun bis zum Schwarzen. Der auf Korkstückchen gewachsene Thallus war stets deutlich von jener schwarzen Linie umgrenzt, welche auch bei normaler Entwickelung am natürlichen Standort den Thallus unserer Flechte landkartenähnlich umrändert. Ausserhalb dieses schwarzen Randes findet man stets noch einen schmalen Saum farbloser, fortwachsender Hyphenenden.“

---

bena Lejolisii (vergl. Massart, La cicatrisation chez les végétaux [Extrait du tome LVII des Mémoires couronnés et autres Mémoires publiés par l'Académie royale de Belgique, 1898], p. 8 u. 9 des Separatabdrucks, Fig. 5 u. 6).

1) Ueber die Cultur flechtenbildender Ascomyceten ohne Algen. Untersuchungen aus dem botan. Institut d. Kgl. Akad. zu Münster i. W. Münster 1887.

Diese Ausführungen lassen schliessen, dass der ohne Alge kultivirte Pilz in der Nährlösung ein Aussehen erlangt, das von dem in der freien Natur, wo er als Symbiont auftritt, wesentlich abweicht. Welchen besonderen Einflüssen die Dunkelfärbung dieses und mancher anderer[1]) in Nährlösungen kultivirter Flechtenpilze zuzuschreiben ist, wäre durch weitere Experimente zu entscheiden; ausser der Möglichkeit, dass sie durch das Substrat bedingt sein kann, ist vielleicht noch eine zweite zu beachten, nämlich der eventuell in dieser Richtung wirksame, die Ausbildung dunkel färbender Stoffe in den Hyphen veranlassende Einfluss der stärkeren Berührung mit Licht[2]) und Luft bei dieser in der Jugend sonst stets hypophloeodisch wachsenden Flechte.

Die „landkartenähnliche Umrandung der *Graphis* am natürlichen Standort", die Moeller (p. 37) zum Vergleich mit dem Verhalten des Pilzes im Kulturzustande ohne Alge heranzieht, führt uns zur kritischen Betrachtung der „var." *limitata* der Lichenologen, die auch Moeller, nach den angeführten Worten zu schliessen, allein im Auge hat. Zunächst ist zu bemerken, dass der frei, d. h. ohne an andere Krusten zu stossen, in der Rinde auslaufende Thallusrand der mir bekannten *Graphis*-Arten stets ganz farblose Hyphen hat und auch ein dem entsprechendes, makroskopisches Bild darbietet. Nur wenn seine Ausbreitung durch benachbarte Lichenen derselben oder anderer Arten gehemmt wird, bilden die Randhyphen unter Braunfärbung jene eigenartigen Abgrenzungssäume, deren anatomisches Verhalten noch zu betrachten bleibt. Sie haben den Namen „*limitata*" veranlasst, dessen Sinn ganz dem Begriff entspricht, der in der Bezeichnung „*geographica*" für eine Wachsthumsform der *Lecanora subfusca*[3]) veranschaulicht werden soll; mehrere Thalli derselben Art stossen aneinander und werden durch dunkle, bei ihrer Begegnung sich bildende Grenzsäume am

1) Moeller, l. c. an verschiedenen Stellen.

2) Moeller giebt nicht an, ob er seine Kulturen bei Lichtzutritt oder Lichtabschluss gehalten hat. — Auch die Wachsthums- und Verzweigungsstärke der Flechtenhyphen bei verschiedener Lichtintensität sind noch experimentell zu prüfen (vergl. p. 53 der vorliegenden Arbeit sub *Variolaria lactea*).

3) An der steinbewohnenden *L. campestris*, die von den Systematikern vielfach als Subspecies der *L. subfusca* angesehen wird, habe ich beim Zusammentreffen von Exemplaren derselben Art Verschmelzung ohne Grenzsaumbildung beobachtet. Es bleibt zu untersuchen, inwieweit verschiedene Substrate die gegenseitige Abgrenzung der Individuen beeinflussen. Jedenfalls ist dies verschiedene Verhalten bei zwei Formen, die specifisch wohl kaum zu scheiden sein dürften, beachtenswerth.

Weiterwachsen verhindert; es entstehen auf diese Weise Linien, die den Ländergrenzen auf den Karten ähneln: daher *geographica*. Ein directer Vergleich dieser Säume mit der in Moeller's Kulturen beobachteten Braunfärbung der nahe dem Rande gelegenen Hyphen ist danach nicht statthaft.

Betreffs des anatomischen Verhaltens dieser Grenzsäume vergl. die Beschreibung bei *Pyrenula*, welche der *Graphis* darin sehr ähnelt.

Wenn Frank („Ueber die biolog. Verhältnisse des Thallus einiger Krustenflechten" in Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl., II) wirklich algenlose Jugendzustände gerade von *Gr. scripta* auf glattem, jugendlichem Eichenperiderm beobachtet hat (l. c., p. 153) und dabei keine Verwechslung[1]) mit Hyphen anderer Pilze vorgekommen ist, so wären danach die Hyphen auch im noch algenfreien Zustande des Mycels farblos und ganz ähnlich den Randhyphen älterer Pflanzen.

2. *Pyrenula nitida* Weig.

Bereits Tulasne gedenkt[2]) gelegentlich der Beschreibung der Spermogonien von *Pyrenula* der „lignes noires sinueuses qui, si je ne me trompe, seraient dues à la rencontre de thalles voisins, ou qui, en d'autres cas, définiraient un thalle isolé". Er macht darauf aufmerksam, dass die Spermogonien fast nur diesen Thallus-Grenzen entlang aufgereiht vorkommen, ähnlich wie bei *Chiodecton myrticola* Fée. Auf den beigegebenen Tafeln hat sein Bruder Casimir zu dieser Beschreibung zwei Habitusbilder gezeichnet (Tab. II, Fig. 6; Tab. X, Fig. 24). In der That werden durch das hauptsächliche Vorkommen der Spermogonien an den Randzonen die letzteren besonders deutlich sichtbar[3]).

An glatten Buchenrinden, wo *Pyrenula* oft ganze Flächen rein, ohne Beimischung anderer Lichenen, bedeckt, wird durch die Linien,

1) Es ist eine solche deshalb möglich, weil in früher Jugend noch die später auftretenden, augenfälligen Unterscheidungsmerkmale, wie Früchte und Thallusfarbe, fehlen. Ich selbst habe *Graphis* in sehr winzigen Individuen, aber immer bereits mit Algen versehen, gefunden.

2) Ann. sc. nat., Sér. III, T. XVII, p. 217

3) Dass die Spermogonien besonders an den Stellen angelegt werden, wo der vegetativen Ausbreitung eine Grenze gesetzt ist, scheint ein Beispiel für jenen eigenthümlichen Umschlag aus der vegetativen in die reproductive Thätigkeit zu sein, der auch sonst in der Welt der Organismen überall da zu constatiren ist, wo der üppigen vegetativen Entfaltung irgend welche äussere Verhältnisse einschränkend in den Weg treten.

welche Thalli der gleichen Art, oft von verschiedener Grösse, gegeneinander abgrenzen, derselbe Eindruck hervorgerufen, wie bei *Graphis* und *Lecanora subfusca* forma *geographica* Mass.; in diesen Fällen bilden jugendliche Thalli in ihren oberen Schichten Grenzsäume, während sie weiter im Innern ohne Grenze ineinander übergehen.

Ein Querschnitt zeigt in der oberen Partie zwischen den beiden Thalli vereinzelte, braune Hyphen, die mit den obersten, plattenförmig abgesprengten Peridermlagen zusammen eine nur schmale Zone im Verhältniss zu der Tiefe einnehmen, welche von diesem ausgesprochenen Hypophloeoden im Periderm erreicht wird. Schon dicht unter dieser dünnen, braunen Hyphenlage treten breite Schichten von weissen Hyphen auf, die von einem Thallus zum andern, ohne eine solche, von braunen, eigenartig geformten Hyphen gebildete Scheidewand übergehen. Nur beim ersten Zusammentreffen hat also augenscheinlich ein gewisser Gegensatz zwischen den beiden Individuen bestanden, der sich aber später bei abermaliger Berührung in der ersten Peridermspalte unter der braunen Zone nicht mehr geltend macht.

Wenn Lindau (l. c., p. 11) hypophloeodischen Flechten, wie *Graphis* und *Pyrenula*, das Vorkommen an jüngeren Stämmen völlig abspricht, so ist dieser Irrthum durchaus verzeihlich. Entfaltet sich doch wenigstens *Pyrenula* in der typischen Form erst an älteren Buchen. Was *Graphis* anbelangt, so hat Lindau, dessen Studien sich auf die Umgebung von Berlin, die nur wenige grössere Laubwaldungen enthält, beschränkten, wohl nicht genügend Gelegenheit gehabt, die *Graphis*-Arten oder vielmehr die von ihm allein beobachtete *Graphis scripta* in ihrem verschiedenen Auftreten genauer zu belauschen. Im Gegensatz zu Lindau's Angaben habe ich nun die *Graphis*-Species in Nordwest-Deutschland [1]) nicht selten an Zweigen von noch nicht Federkieldicke [2]) reichlich fruchtend und in augenscheinlich günstigen Lebensverhältnissen

1) In Norddeutschland bildet wohl die Weser die Grenze für die im oceanischen Bezirk Westeuropas in einer verhältnissmässig grossen Artenzahl und in üppiger Ausbildung auftretenden *Graphis*-Arten (vergl. Sandstede in Abh. d. Nat.-Ver. Bremen, XII, p. 210, 211; Lahm in X. Jahresber. d. Westf. Provinzial-Ver. f. Wiss. u. Kunst pro 1881, Münster 1882, p. 125). — Nur *Gr. scripta* in vergleichsweise viel weniger üppiger Entwickelung ist auch im continentalen Theil des norddeutschen Gebietes zu finden

2) Dreijährige, 3—4 mm dicke Zweiglein von *Carpinus* fand ich mit bereits fruchtender *Gr. scripta* bedeckt, auch *Pyrenula nitida* traf ich an noch nicht zwei Finger dicken Stämmen von *Acer*, die in einer dichten Eschenwaldung standen.

angetroffen. Die Hypophloeodie ist eben, wie ja auch Lindau zugesteht, bei *Graphis* in der That bei Weitem nicht so ausgeprägt wie bei *Pyrenula*, dem Prototyp der Hypophloeoden. Aber selbst für diese lässt sich Lindau's Ansicht keineswegs in jener unbeschränkt kategorischen Weise, wie sie mir in den oben citirten Angaben zu liegen scheint, vertreten (siehe die eben gemachte Anmerkung).

Schon seit langer Zeit ist den Lichenologen eine besondere Form der *Pyrenula nitida* bekannt, die Floerke wegen der Kleinheit der Früchte mit dem Namen „*nitidella*" belegt hat. Diese Form tritt an Stämmen mit stets dünn bleibender Peridermzone auf, so besonders an Holzgewächsen mit „weicher" Rinde, bei denen lebendes Rindengewebe nahe der Stammoberfläche liegt: *Corylus*, *Carpinus*, *Sorbus* und *Fraxinus*.

Meines Wissens ist bisher noch kein Versuch gemacht worden, die Bedingungen, unter denen die f. *nitidella* zu entstehen pflegt, genauer zu analysiren. Ich glaube nach eingehendem Studium der in Betracht kommenden Verhältnisse zu der Behauptung berechtigt zu sein, dass wir das Auftreten dieser kleinfrüchtigen Form der *Pyrenula nitida* in directe Beziehung zu der Ausbildung des als Substrat dienenden Periderms zu setzen haben. Bei geringer Tiefe desselben ist unserer hypophloeodischen Flechte wegen des angrenzenden, lebenden Rindengewebes naturgemäss ein tieferes Eindringen verwehrt. Das daher im Vergleich zur Hauptform auf einen engeren Bezirk eingeschränkte Mycel bringt entsprechend kleinere, wenn auch oft recht zahlreiche Perithecien hervor.

Da sich am Aufbau des Peritheciums, dessen erste Anlage in der tiefsten Zone des Thallus entsteht, bei f. *nitidella* naturgemäss weit weniger Schichten betheiligen können als bei der tief in's Periderm eingedrungenen Hauptform, so wird die betreffende Frucht entsprechend kleiner ausgebildet. Dass die Lebenskräftigkeit der f. *nitidella* derjenigen der Hauptform nicht nachsteht, ergiebt sich aus der, entsprechend ihrer geringeren Grösse, ansehnlicheren Zahl der Perithecien. Sie erscheint daher in den kleinsten Formen dicht besät mit den kleinen, punktförmigen Früchten. Da die Ausdehnung jedes einzelnen Thallus in die Tiefe in seiner ganzen Erstreckung ziemlich die gleiche bleibt, so zeigen seine Perithecien auch an allen Stellen fast die gleiche Grösse. Dies ist besonders auffällig an solchen Stämmen, die Uebergänge von der typischen *nitidella* zur Hauptform nebeneinander tragen, worüber wir noch

mehr zu sagen haben werden. Hier interessirt uns zunächst nur die Grösse der Früchte selbst und es fällt, wie bemerkt, auf, dass jeder einzelne Thallus in seinen Perithecien ein bestimmtes Grössenmaass erreicht: Aneinander grenzende Thalli unterscheiden sich bisweilen dadurch merklich von einander, dass der eine die winzigen Früchte der ausgeprägten *nitidella*-Form trägt, während die Perithecien seines Nachbarn zu einer mittleren Grösse zwischen den beiden, bisher allein betrachteten Extremen (*nitida* und *nitidella*) herangewachsen sind. Ein Querschnitt durch die aneinander grenzenden Theile beider führt, besonders wenn der Grössenunterschied zwischen ihren beiderseitigen Perithecien ein ansehnlicher ist, ihr verschieden tiefes Eindringen in das Substrat vor Augen; der dunkle Abgrenzungssaum zwischen beiden setzt sich von der Oberfläche der Rinde allmählich schräg unter den *nitidella*-Thallus hinunter fort; diese Thatsache ebenso wie eine Vergleichung der beiderseitigen Tiefenerstreckung zeigt zur Genüge, dass die grösserfrüchtige Form entsprechend tiefer in's Periderm eingedrungen ist.

Wegen der gerade ihre Verschiedenheiten bedingenden Ausbildung des Substrates werden natürlich die beiden Extreme nur selten einander benachbart auftreten, vielmehr jede, wenn nicht ganz rein für sich, meist mit den ihr nahe stehenden Zwischenformen zusammen. Wir gedachten schon früher der Erscheinung, dass die Hauptform besonders auf alten Rothbuchen vorkommt, die kleinfrüchtige *nitidella* dagegen an Stämmen mit dünner Peridermzone: *Fraxinus*, *Corylus*, *Sorbus*. Aeltere Eschen, bei denen das Periderm an den Stämmen eine grössere Dicke aufweist, sind manchmal mit allen möglichen Mittelformen, auf beschränktem Raume vereinigt, in buntem Durcheinander besetzt. Bei *Carpinus* tritt an älteren Stämmen bereits typische *P. nitida* auf, die an den dicken *Fagus*-Bäumen nur noch allein, ohne Beimischung kleinerfrüchtiger Formen, zu finden ist[1]).

Die var. *aequata* Zahlbr.[2]) der *Pyrenula nitida* ist mir betreffs

---

1) Wie weit bei dem Nebeneinander von *nitida*- und *nitidella*-Formen das Alter des betreffenden Thallus zu berücksichtigen sei, ist naturgemäss nicht so leicht zu ermitteln. Mir will es scheinen, als käme dieses Moment kaum in Frage, vielmehr sind es möglicher Weise Zufälligkeiten, die auf derselben Rinde dem einen Thallus ein tieferes Vordringen im Vergleich mit seinem Nachbarn erleichtern.

2) Zahlbruckner, Zur Flechtenflora des Pressburger Comitates. Verh. d. Ver. f. Heil- u. Naturkunde zu Pressburg, Jahrg. 1892—93. Neue Folge, Heft VIII, 1894, p. 68.

ihrer Entstehung nicht so klar geworden wie die f. *nitidella*. Die an Linden wachsende Flechte, von der ich Originalmaterial durch Sandstede erhielt, unterscheidet sich von den beiden bisher besprochenen Formen besonders durch die eingesenkten, kleinen Perithecien, die nur mit der Spitze aus dem glatten, nirgends erhöhten Thallus hervorragen. Eine Beziehung des Auftretens dieser merkwürdigen Form zum Substrat habe ich nicht ermitteln können.

3. *Lecidella enteroleuca* Kbr.

De Bary (Vergl. Morph. u. Biol. der Pilze, Mycetozoen und Bakterien, p. 435 ff., Fig. 174) hat bereits an dieser Flechte die Zonenbildung nahe dem Rande beobachtet. Die nicht leicht zu beantwortende Frage, unter welchen Umständen die schwarze Zonenlinie dann entsteht, wenn keine Nachbarflechte die *Lecidella* an der Ausbreitung auf dem Substrat hindert, glaube ich durch folgende Angaben ihrer Entscheidung näher zu bringen. Bei dieser und bei anderen, ihr im Aufbau ähnelnden Flechten wie *Lecanora pallida* und *subfusca*, habe ich die dunkle, nahe dem frei endenden Rande gebildete Linie nur an Exemplaren bemerken können, welche die noch glatten Rinden jugendlicher oder lange glatt bleibender Bäume, wie Eschen, bewohnten. Da diese den Randhyphen das Eindringen weniger leicht gestatten als die vielfach von Rissen durchsetzten, älteren Borken, so werden die oberen Fäden mehr jenen Einflüssen ausgesetzt, die bereits bei *Variolaria* gewürdigt wurden. Die im Verhaltniss zu dieser Gattung geringere Stärke der Zonenbildung bei *Lecidella* entspricht dem mehr hypophloeodischen Wachsthum der letzteren.

Ich habe bei der *Lecidella* niemals einen so dicken Rand beobachtet, wie er in der im Uebrigen durchaus brauchbaren Fig. 174 De Bary's dargestellt ist.

Die Abgrenzung dieser und ähnlicher Lichenen wie *Lecanora pallida* gegen andere Thalli derselben Art ist durch Lindau genügend dargestellt worden. Wir weisen hier auf die Dunkelfärbung der Hyphen hin, die ähnlich der im Vorhergehenden beschriebenen Farbe der exponirten Randhyphen ist, nur intensiver. Die Hyphen selbst sind weit dichter gefügt und kurzgliedriger als an dem freien Rande. Beide Erscheinungen, die Saum- und die Zonenbildung, sind also trotz einer gewissen Uebereinstimmung doch wohl zu unterscheiden, mindestens in der Intensität der Färbung und der

Gliederung der Hyphen (vergl. in der vorliegenden Arbeit den letzten Absatz auf p. 52).

Nicht bei allen Pertusariaceen verschmelzen aufeinander treffende Thalli specifisch zusammengehöriger Exemplare, ohne Abgrenzungslinien zu bilden, *Pertusaria Westringii* z. B. zeigt einen deutlichen Grenzsaum zwischen zwei Krusten, ebenso die hypophloeodische *P. leioplaca*.

II. Bildung von Abgrenzungssäumen beim Zusammentreffen von Individuen verschiedener Arten.

Die in diesem Abschnitte zu betrachtenden Erscheinungen hat bereits Lindau ebenso wie die im vorhergehenden Capitel behandelten an einer Anzahl von Beispielen untersucht. Wir können uns daher auch hier vielfach mit einem Hinweise auf seine Angaben begnügen und werden nur dort, wo wir Ergänzungen zu bieten haben, ausführlicher auf diesen Gegenstand eingehen, zumal da der vorhergehende Abschnitt (I B) wegen der zwischen beiden bestehenden Analogie mancherlei auch für die hier zu besprechenden Verhältnisse Gültiges schon vorweg genommen hat.

1. *Arthothelium ruanideum* Arnold (*Arthonia ruanidea* Nyl.) mit *Graphis scripta* (L.) Ach.

Die Eschenrinde, auf der beide Pflanzen sassen, war überall von *Chroolepus* durchsetzt, so dass nicht nur *Graphis*, sondern auch das *Arthothelium* diese Alge in seinem Thallus enthielt[1]).

Die beiden Flechten sind durch eine scharfe, dunkle Linie von einander getrennt, welche sich im Flächenschnitt als aus gebräunten Hyphen bestehend erweist, die von beiden Nachbarn gebildet werden. Die Hyphen sind etwas dicker als die weissen Thallushyphen und zeigen einen wirren Verlauf. Ihre kurzen Glieder sind manchmal nicht länger als breit. Sie haben Neigung zu pseudoparenchymatischer Verschmelzung. Bemerkenswerth ist noch,

1) Nach den Angaben verschiedener Autoren sollen einzelne Glieder der Gattung *Arthothelium* nicht immer Gonidien führen, manche sogar ganz derselben ermangeln (siehe Almquist, Monographia Arthoniarum Scandinaviae in Kongl. Sv. Vet. Akademiens Handl. XVII, No. 6, p. 37 ff.). Jedenfalls aber geht Rehm (in Rabenhorst's Krypt.-Flora v. Deutschland I, III. Abth., p. 438) meiner Ansicht nach zu weit, indem er diese Angabe für die Gattung verallgemeinert.

dass innerhalb dieser dunklen Grenzzone mehrfach *Chroolepus*-Fäden von ganz gesundem Aussehen vorkommen. Die zu unregelmässigen Flecken in grösserer Zahl vereinigten Apothecien des *Arthothelium* treten bis dicht an den Grenzsaum heran, die Lirellen von *Graphis* dagegen bilden sich meist nur in einem gewissen Abstande von ihm.

2. *Thelotrema lepadinum* Ach. mit *Graphis scripta* (L.) Ach. und *Gr. elegans* Ach. zusammentreffend.

Thelotrema ist in ähnlicher Weise epiphloeodisch wie die älteren Stadien der *Graphis*-Arten. Beide Gattungen haben dieselbe Alge als Symbionten: *Chroolepus*. Sie bewohnen häufig dieselben Rinden und bilden bei ihrem Zusammentreffen dunkle Abgrenzungssäume gegeneinander.

Die Hyphen der Grenzzone zwischen einer *Graphis* und dem *Thelotrema* lassen sich auf Flächenschnitten besonders dann gut studiren, wenn man junge Thalli zur Untersuchung wählt, da die beiderseitigen Grenzhyphen in diesem Falle sich noch auf einem einzigen Schnitt übersehen lassen. Die den dunkeln Grenzsaum bildenden Fäden der beiden Flechten unterscheiden sich nicht nur durch die Farbe, sondern auch durch ihre Structur von einander. Zunächst die Farbe. Während *Thelotrema* an der Abgrenzungslinie allmählich die weisse Farbe der gewöhnlichen Thallushyphen durch Gelb in Braun (fast Rothbraun) übergehen lässt, färben sich die Grenzhyphen der *Graphis* in rascherem Uebergange grau mit einem schwachen Stich in's Blaue. Bei beiden Flechten ist die abweichende Färbung an die Hyphenmembran gebunden.

Werthvoller als die Farbe ist für die Unterscheidung der betreffenden Hyphen ihre verschiedene Wachsthumsart. Bei *Thelotrema* gehen sie unter geringem Schlängeln auf den Rand zu. Sie sind zwar bedeutend häufiger septirt als mitten im Thallus oder auch als es sonst an ungestörten Randhyphen der Fall ist, immerhin aber sind die Fadenglieder noch mehrmals länger als breit. Je näher der Faden der Grenze kommt, desto zahlreicher sind seine Septa, jedoch selbst ganz am Rande sind die einzelnen Glieder noch immer rechteckig (im optischen Querschnitt gedacht). Aus dieser ganzen Beschreibung geht schon ohne Weiteres hervor, dass die einzelnen Fäden sich auf weitere Strecken gut verfolgen lassen, wie sie ja auch ihrer normalen Form ausser der reicheren Ausbildung von

Querwänden weniger abhold werden als die Randhyphen der benachbarten *Graphis*.

Diese zeigen einen weniger geraden Verlauf. Durch ihre viel dichtere Verzweigung ebenso wie durch die meist häufigere Querwandbildung ist es nicht so leicht wie bei *Thelotrema* möglich, einzelne Fäden sicher zu verfolgen. An den Querwänden sind die Hyphen meist etwas eingeschnürt, so dass dadurch der Vergleich mit dem bei der Hefe zu bemerkenden Bilde nahe gelegt wird. An manchen Stellen drängen sich die verschiedenen Hyphen mit ihren Verzweigungen so dicht aneinander, dass der Eindruck eines Pseudoparenchyms entsteht. In der That verschmelzen benachbarte Fäden miteinander, wodurch wirklich eine Art Pseudoparenchym gebildet wird, so besonders ausgeprägt hart an der Grenze des *Graphis*-Mycels: dort biegen sich die ursprünglichen Fäden etwas um und laufen unter vielfachen Verwachsungen miteinander dem Rande parallel.

Wie leicht beim Studium der Begrenzungsverhältnisse kryoblastischer Lichenen Irrthümer unterlaufen können, wenn man auf einzelne, abweichende Fälle allgemeinere Schlüsse aufzubauen unternimmt, illustriren verschiedene Vorkommnisse, die sich unter meinem reichen Materiale von den uns hier interessirenden Flechten befanden.

Auf dem einen der hier in Betracht kommenden Rindenstücke wird die Mitte von einem alten Thallus der *Graphis scripta* eingenommen, der auf seiner Oberseite grösstentheils von einer bräunlichen Schicht überdeckt erscheint, unter welcher die Lirellen mehr oder minder deutlich hervorschimmern. Dieser braune Ueberzug besteht aus *Chroolepus*-Algen, die von dem alternden *Graphis*-Pilze nicht mehr im Thallus festgehalten werden und nun befreit an die Oberfläche hervortreten. Der an den Randpartien keineswegs mehr einheitlich zusammenhangende *Graphis*-Thallus ist auf beiden Seiten anderen Flechtenspecies benachbart, auf der einen nur dem *Thelotrema lepadinum*, auf der andern ebenfalls diesem Lichen, theilweise aber auch der *Graphis elegans*.

Innerhalb des *Thelotrema* bemerkt man nun eine grössere Zahl von Inseln der *Gr. scripta*, die mit dem gleichen *Chroolepus*-Ueberzug bedeckt sind wie der oben erwähnte grossere Thallus: dem *Thelotrema* ist es in diesem Falle ein Leichtes gewesen, die alternde *Graphis* zu bewältigen. Eine starke Lupenvergrösserung zeigt die schwarzen *Graphis*-Lirellen an den Rändern der inselartigen Reste dieser Flechte manchmal wie von einem Schleier verhüllt: *Thelotrema* hat dieselben mit seinen Hyphen in einer dicht-geschlossenen, aber noch durchsichtigen Schicht bedeckt. Die *Graphis* Lirellen bleiben jedoch oft noch ziemlich intact, und sie sind bisweilen noch mitten zwischen den kraterförmigen *Thelotrema*-Früchten als schwarze Striche vorhanden. Ebenso häufig aber werden sie durch die von unten hervorbrechenden Apothecien des *Thelotrema* emporgebogen und nicht selten zerrissen.

Die *Chroolepus*-Decke der *Gr. scripta* scheint von *Thelotrema* für seine Zwecke benutzt zu werden, denn während noch dicht vor dem stets weiter vordringenden *Thelotrema* die *Graphis*-Reste mit den augenscheinlich gut gedeihenden Algen fast ganz bedeckt sind, ist die Oberfläche des *Thelotrema* selbst sogar hart am Rande ganz frei davon, sie zeigt die für diese Flechte charakteristische graue Farbe.

Eine weniger vorsichtige Untersuchung hätte leicht die falsche Meinung veranlassen können, dass hier eine Vernichtung und Ueberwachsung einer lebenskräftigen *Graphis* durch *Thelotrema* vorliege; die in diesem Falle besonders in Betracht kommende Würdigung des vorgeschrittenen Alters und der damit verbundenen Widerstandslosigkeit des betreffenden *Graphis*-Thallus gegen das lebensfrisch vordringende *Thelotrema* ermöglichte die richtige Deutung des oben dargestellten Befundes.

Ein in seinem Entstehen abweichender, in seinem Resultat ähnlicher Fall, der, wie der vorhergehende, nur einer sorgfältigen Beobachtung in der Natur selbst seine Klarlegung verdankt, sei hier angeschlossen. An *Ilex*-Stämmen bemerkte ich innerhalb ausgedehnter Lager von *Gr. elegans* an verschiedenen Stellen ungleich grosse Flecke mitten im Thallus, die der graugrünen Farbe der Flechte ermangelten und statt dessen das Graugelb der nackten *Ilex*-Rinde zeigten. Diese Flecke gingen ohne scharfe Grenze in das Graugrün der *Graphis* über. Auch an anderen Flechten habe ich ähnliche Erscheinungen bemerkt. Nach einer Besprechung dieses eigenthümlichen Vorkommnisses mit Sandstede möchte ich der Ansicht Raum geben, dass wir dasselbe der Thätigkeit von Insecten, vielleicht von *Psocus* zuzuschreiben haben, welcher diese Stellen aus dem Thallus herausfrisst[1]). Ich würde über diese Sache nicht so eingehend gesprochen haben, wenn sie nicht auch bei der Abgrenzung der in Rede stehenden Lichenen eine Rolle spielte. Verschiedentlich sah ich mit solchen stellenweise leergefressenen *Gr. elegans*-Thallis *Thelotrema* vergesellschaftet. An einzelnen Stellen entspringen eine Anzahl *Graphis*-Lirellen scheinbar auf dem Thallus von *Thelotrema*. Erst ein ansehnliches Stück weiter ausserhalb bemerkt man den gewöhnlichen, braunen Abgrenzungssaum des *Thelotrema* gegen unverletzte Theile des graugrünen *Graphis*-Thallus. Nach dem vorher Bemerkten bedarf es kaum noch einer Erklärung des vorliegenden Falles: Mit Ausnahme der Lirellen ist der *Graphis*-Thallus zunächst an den betreffenden, an den Rand angrenzenden Stellen von dem Insect verzehrt worden; dem später vordringenden *Thelotrema* war es nun möglich, sich zwischen den stehen gebliebenen Lirellen auszubreiten und bis zu dem unversehrten *Graphis*-Thallus vorzudringen, wo sich dann zwischen beiden Nachbarn der das beiderseitige Weiterwachsen an dieser Stelle hemmende Grenzsaum bildete.

Die zuletzt hier beschriebenen Fälle, welche beide auf ein Platzgewinnen des *Thelotrema* gegenüber den *Graphis*-Arten hinauslaufen, sind besonders in der Hinsicht lehrreich, dass sie zeigen, mit welcher Vorsicht die uns beschäftigende Frage behandelt sein will, wenn man das Verhalten zweier Thalli ohne derlei störende Nebenumstände zu untersuchen hat. Für den allmählichen Wechsel der verschiedenen Krustenflechten

---

1) Nach mündlichen Mittheilungen Sandstede's zeigt *Psocus* in noch nicht sehr altem Material von Flechtensammlungen eine auffällige Vorliebe für bestimmte Lichenen, die er selbst dann allein verzehrt, wenn sie mit andern, bisweilen nahe verwandten Flechten untermischt sind. Chemische Verschiedenheiten innerhalb der betr. Thalli sind wohl die Veranlassung zu diesem Verhalten des Insects.

Eine ähnliche Auslese scheinen die Thiere auch in unserem Falle zu treffen. Auf einzelnen Stücken bemerkte ich, wie *Thelotrema* mit dunklem Saume an eine scheinbar von Lichenen freie Rindenpartie grenzte. Eine genauere Untersuchung liess dort allerdings noch spärliche Reste von Angehörigen der Gattung *Graphis* erkennen. Bemerkenswerth ist, dass *Thelotrema* gegen die Angriffe des *Psocus* gefeit zu sein scheint.

auf derselben Stelle des betreffenden Substrates verdienen solche äusseren Einflüsse eine entsprechende Würdigung; für die vorliegenden Untersuchungen, die bei den zusammentreffenden Krusten einen lebensfrischen Zustand zur Voraussetzung haben, kommen sie nicht in Betracht.

8. *Lecidea platycarpa* Ach. und *L. crustulata* Ach.

Fig. 1 stellt die Oberseite eines Geröllsteines aus der Haide dar, der dicht mit diesen beiden Flechten in buntem Durcheinander besetzt ist. Man erkennt, wie sich die einzelnen Individuen, sowohl gegen Angehörige derselben Art, wie gegen solche der andern durch dunkle Linien abgrenzen. Beide Lecideen besitzen eine schwarze Basalschicht (den sog. Hypothallus), deren

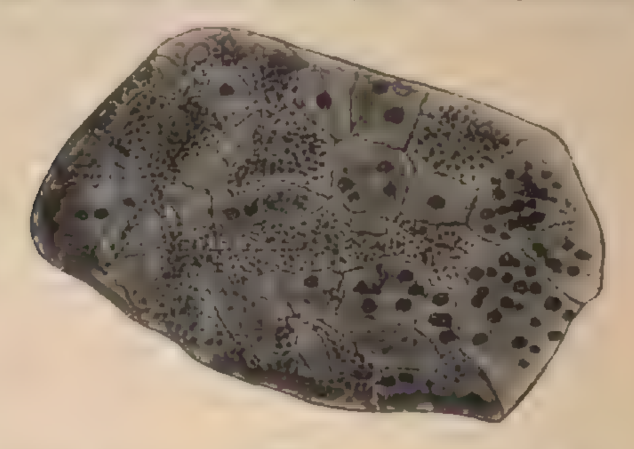


Fig. 1.
Lecidea platycarpa und *L. crustulata.* Die Individuen derselben und verschiedener Arten grenzen sich gegeneinander durch schwarze Saume ab. (Nat. Gr.)

Hyphen, wenn dem Rande eine ungestörte, freie Ausbreitung gestattet ist, unter dendritischer Verzweigung auslaufen, was besonders schön auf den oft schneeweissen Feuersteinen der Haide zu sehen ist. Mit anderen Flechten zusammentreffend aber bilden sie einen schwarzen, erhabenen Wall, welcher der genaueren mikroskopischen Untersuchung Schwierigkeiten bereitet. Offenbar bleiben die Verzweigungen kürzer und schliessen dichter zusammen, so dass sie endlich eine feste Masse bilden, deren Componenten sich mikroskopisch nicht von einander scheiden lassen. Die sich allmählich immer weiter gegen den Rand vorschiebenden, mit Algen bevölkerten, isolirten Warzen entstehen bis dicht an den Rand, ohne aber, selbst

bei Individuen derselben Art, die Grenze zum Verschwinden zu bringen.

Aehnlich diesen Lecideen verhält sich *Rhizocarpon geographicum*. Thalli derselben Art werden durch schwarze Säume von einander abgegrenzt, die aus der auch hier vorhandenen, schwarzen Basalschicht entspringen.

Das Abgrenzungsbestreben, das wohl bei den meisten Krustenflechten selbst unter Artgenossen besteht, ist eine eigenartige Erscheinung, deren Ursachen noch der Enthüllung harren. Bemerkenswerth ist, dass bei den mehr oder minder hypophloeodischen Flechten die Artgenossen sich offenbar nur bei ihrem ersten Zusammentreffen derart gegeneinander abschliessen; bei späterem, nochmaligem Aufeinanderstossen in den tieferen Peridermlagen verhalten sich dann die Hyphen wie Angehörige desselben Individuums (siehe *Pyrenula nitida*). Da es endlich Flechten giebt, bei denen eine Abgrenzung von Artgenossen überhaupt nicht stattfindet (siehe unter anderen verschiedene Pertusariaceen), so wird die Frage noch complicirter.

Es wäre denkbar, dass in den Randhyphen bei den Flechten mit Grenzsäumen besondere Stoffe abgeschieden werden, welche diese merkwürdige Umbildung veranlassten. Dass dieselbe bei manchen Flechten gegen Artgenossen nur in der oberen Hyphenlage statthat, tiefer dagegen aufhört, bringt diese Erscheinung in eine gewisse, zunächst allerdings rein äussere, topographische Beziehung mit den concentrischen Säumen der freien Ränder vieler Epiphloeoden, die sich jedoch nicht immer gegen ihre Speciesgenossen in der erwähnten Weise abschliessen (siehe wiederum die Pertusariaceen Abschnitt I A, vergl. aber auch p. 62, Absatz 1). Aus all' diesem geht hervor, dass ein sicheres Urtheil über den Zusammenhang dieser Phänomene noch nicht gewonnen ist.

III. Krustenflechten, welche ihre specifisch verschiedenen Nachbarn überwuchern.

1. *Variolaria amara* Ach. und *V. globulifera* Turn.

Diese Pertusariaceen überwuchern eine Reihe von Krustenflechten, die mit ihnen das gleiche Substrat, vornehmlich die Rinde von Chaussee- und anderen freistehenden Bäumen, aber auch von Waldbäumen, theilen.

Das gewöhnlichste Beispiel einer solchen Ueberwucherung ist, wegen der Häufigkeit dieses Lichen, die *Lecanora subfusca*. Schon Darbishire macht auf die Vernichtung gerade dieser Pflanze durch *V. globulifera* aufmerksam[1]). Bei der letzteren fällt die Erscheinung denn auch mehr in die Augen als bei der mit einem meist dünneren Thallusrand versehenen *V. amara*. Ich selbst habe beobachtet, wie ansehnlich grosse Apothecien der *Lecanora* von dem dicken Rande der *V. globulifera* überdeckt wurden. Schwieriger ist dies Vordringen augenscheinlich schon für die dünnere *V. amara*. Aber auch sie vermag die benachbarten Theile der ihr begegnenden *Lecanora* zu tödten und zu überwuchern.

Die getödteten Theile der unterliegenden Flechte bräunen sich und bilden eine so undurchsichtige Masse, dass selbst dünne Schnitte über ihre Structurverhältnisse kaum Aufschluss zu geben vermögen. Immerhin scheinen beim Absterben keine Gestaltveränderungen an den *Lecanora*-Hyphen aufzutreten. Die Algen werden in diesem und in allen folgenden Fällen, wenn nichts besonderes gesagt wird, in den Untergang mit hineingezogen. Die todten *Lecanora*-Partien werden von dem *Variolaria*-Rande überwuchert und durch seine energische Wachsthumsthätigkeit in kleinere Stücke zerspalten. Wie weit diese einem theilweisen Auflösungsprocess anheimfallen, lässt sich gerade in diesem Falle — wir haben es hier mit einem etwas älteren Exemplare zu thun — weniger sicher als in einer Anzahl späterer Beispiele feststellen. Bisweilen werden einzelne Stücke durch die bereits nahe dem Rande sich bildenden Sorale der *Variolaria amara* nach aussen befördert. Andererseits ist bereits nicht allzuweit vom Rande nichts mehr von den todten Resten im *Variolaria*-Thallus zu sehen, so dass mindestens ein Theil durch Auflösung seitens der *Variolaria* zum Verschwinden gebracht sein muss, wofür ja auch die intensive Durchwucherung kleinerer Stücke seitens der *Variolaria*-Hyphen zu sprechen scheint.

Die Intensität der Ueberwucherung unterliegt jedoch nicht unbedeutenden Schwankungen. Bisweilen wird, wie in dem beschriebenen Falle, die *Variolaria amara* durch die *Lecanora* ziemlich merklich in ihrem Fortschreiten aufgehalten, so dass, wenn es ihr vergönnt ist, auf der Seite, auf der sich *Lecanora* befindet, zum Theil auf freier Rinde vorzudringen, sie sich im Bogen um den

---

1) l. c., p. 622: „*Lecanora subfusca* L. wird rücksichtslos überwuchert und geht infolge Erstickung zu Grunde."

nur langsam zu bewältigenden Thallus herum erstreckt. Besonders an jugendlich lebenskräftigen Exemplaren[1]) aber traf ich ein durchaus anderes Verhalten. Gleichmässig rund breitete sich der *Variolaria*-Thallus auch nach der *Lecanora*-Seite hin aus. Vor dem Rande fiel eine ziemlich breite, kohlige Linie auf, die sich auf dem Querschnitt als dem bereits vor der Ueberwucherung absterbenden *Lecanora*-Thallus angehörig erwies. Wir müssen hier die Einwirkung von Enzymen, welche die junge, lebhaft wachsende *Variolaria* producirt, auf die zu Grunde gehende, dem Thallus jener vorgelagerte Partie der *Lecanora* annehmen. Ich brauche wohl nicht besonders hervorzuheben, dass die *Lecanora* im Uebrigen ganz gesund aussah[2]).

Recht deutlich giebt sich die Ueberwucherungsthätigkeit der *V. globulifera* beim Begegnen mit *Biatora quernea* zu erkennen. Das Absterben der letzteren entspricht durchaus den Erscheinungen, die wir im Vorhergehenden an *Lecanora subfusca* beschrieben haben. Die *Biatora*, deren Aufbau bei einer späteren Gelegenheit dargestellt werden soll, stirbt schon etwas vor der Ueberwucherung ab, indem die Hyphen und die Algen sich dunkel färben. Die *Variolaria* dringt in die todten Partien ein und zerspaltet dieselben in dünne

---

1) Nebenbei bemerkt, hatten die jüngeren unter den hier von mir benutzten, auf *Ilex*-Rinde wachsenden Exemplaren eine ziemlich lebhaft grüne Farbe, was im Widerspruch mit Darbishire's Behauptung steht, der l. c., p. 623 dieser Flechte zum Unterschiede von ihren Verwandten die grüne Farbe völlig abspricht. Wie so häufig bei den krustigen Lichenen, bewirken auch hier Standort, Substrat und Alter des betreffenden Individuums recht merkliche Farbenverschiedenheiten innerhalb derselben Art: schon die etwas grösseren und in Folge dessen älteren Thalli auf derselben Rinde waren grauer gefärbt.

2) Verschiedentlich traten in den durch die schädigende Annäherung der Pertusariaceen gebräunten *Lecanora*-Rändern auch andere, dunkelbraune Mycelfäden auf, die sich durch ihre Kurzgliedrigkeit und ihre Dicke als auch sonst auf Baumrinden häufige *Dematium*-artige Pilze erwiesen. Weder im Pertusarien-Thallus noch in den vom Rande etwas entfernten, gesunden Theilen der *Lecanora* waren sie zu bemerken. Es scheint, dass sie nur im Stande sind, in die bereits kränkelnde *Lecanora* einzudringen, in der sie dann den von der betr. Pertusariacee begonnenen Vernichtungsprocess mit vollenden helfen.

Uebrigens leiden Laub- und Krustenflechten ebenso wie Moose und Algen, besonders an Bäumen und Mauern in der Nähe der Städte, sehr durch gewisse Schimmelpilze, deren systematische Stellung ich wegen ungenügend entwickelter Fructificationsorgane nicht habe ermitteln können. Diese Schädlinge breiten sich kreisförmig aus und bringen die betr. Pflanzen zum Absterben, wobei möglicher Weise von ihnen ausgeschiedene Enzyme die Hauptrolle spielen (vergl. die vorausgehende Arbeit von Nordhausen: Beiträge zur Biologie parasitärer Pilze).

Schichten, begrenzt durch die Peridermlamellen, welche die *Biatora* bereits abgesprengt hatte. Weiter innen im *Variolaria*-Thallus werden die todten, braunen Theilchen der *Biatora* allmählich etwas heller, zugleich aber auch undeutlicher in ihren Umrissen. Aus ihrem schliesslichen, völligen Verschwinden ergiebt sich die Auflösung durch *Variolaria*.

2. *Pertusaria communis* DC.

Diese Flechte schliesst sich ihren Vorgängerinnen in Betreff ihres Verhaltens gegen andere Lichenen an. Bemerkenswerth ist ein Fall, den ich nur einmal beobachtet habe. Sie rückte nämlich

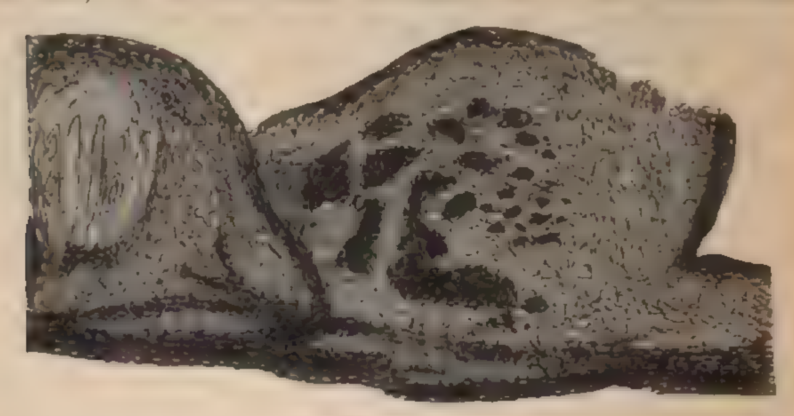


Fig. 2.
Zusammenstoss von *Variolaria globulifera* mit *Pertusaria communis*. Der Rand der letzteren ist zwar durch *Variolaria* zerstört, doch ist die bereits ausgebildete *Pertusaria*-Warze (links) noch intact geblieben.

bei demselben zugleich von oben und von der Seite gegen die *Lecanora subfusca* vor. Der vertical abwärts wachsende Rand hatte sich ein ansehnliches Stück weit über die *Lecanora*-Kruste ergossen, von der noch verschiedene Apothecien, theils mit noch freier, theils mit bereits von *Pertusaria*-Hyphen überwallter Scheibe, aber mit deutlich erhaltenen Umrissen, aus der *Pertusaria*-Kruste hervorragten. Der Rand der *Pertusaria* war weiss, ziemlich ausgedehnt und bildete einen runden Bogen, ein Beleg für sein ungehindertes Wachsthum. Grössere Schwierigkeiten bereitete demselben Thallus das Vordringen gegen die *Lecanora* von der Seite. Auch dort hatte er augenscheinlich gewisse Fortschritte gemacht, jedoch zeigte schon der sehr schmale Rand den grösseren Widerstand an. Vor

dem schmalen Randsaum sah man eine schwarze Linie, einen getödteten Streifen des *Lecanora*-Thallus darstellend.

Kurz sei noch des Verhaltens zweier Pertusariaceen-Species, *Variolaria globulifera* und *Pertusaria communis* gegeneinander gedacht (siehe Fig. 2). Die *Variolaria* hat den Rand der *Pertusaria* überwuchert, ihre Hyphen haben bereits eine Zerspaltung der getödteten Flechtentheile vollbracht. Dennoch scheinen dem Fortschreiten der *Variolaria* hier grössere Schwierigkeiten entgegenzutreten als in den bisher betrachteten Fällen. Eine dem zerstörten Thallusrande benachbarte Warze der *Pertusaria* ist noch völlig unversehrt, trotzdem die Hyphen der *Variolaria* die Rinde derselben schon berühren. Nach Allem, was ich vom Zusammentreffen verschiedenartiger Pertusariaceen miteinander gesehen habe, scheint beiderseits ein mehr oder minder auffälliger Wachsthumsstillstand einzutreten.

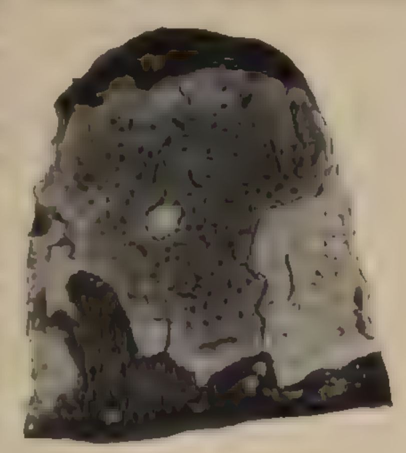


Fig. 3.
Ueberwucherung des *Thelotrema lepadinum* durch *Ochrolechia*. Ein kleiner *Ochrolechia*-Thallus hat sich mitten auf dem *Thelotrema* angesiedelt. Verschiedenes Aussehen des frei auf der Rinde sich ausbreitenden Thallusrandes von dem an *Thelotrema* grenzenden. (Nat. Gr.)

8. *Ochrolechia tartarea* (L.) Mass.

Das Verhalten der *Ochrolechia* gegen Laubflechten wird an einer anderen Stelle besprochen, hier wollen wir unsere Aufmerksamkeit nur den mit ihr zusammentreffenden Krustenflechten zuwenden. Vorweg bemerke ich, dass die nachfolgenden Beobachtungen an der f. *variolosa* auf glatter Rothbuchenrinde gemacht worden sind.

Als Typus für eine Reihe anderer Lichenen sei *Thelotrema lepadinum* gewählt. In den meisten Fällen fand ich *Ochrolechia* nur als Nachbarin dieser Flechte, einmal jedoch sah ich mitten auf einem durchaus lebenskräftigen *Thelotrema* einen jugendlichen, ziemlich allseitig abgerundeten *Ochrolechia*-Thallus, der in seinem Centrum bereits zwei Sorale trug (Fig. 3).

Nicht bloss bei diesem völlig epiphytischen Exemplare, sondern auch beim gewöhnlichen Begegnen der *Ochrolechia* mit *Thelotrema* hat der Thallusrand der *Ochrolechia* ein ganz anderes Aussehen,

als wenn er in der früher geschilderten Weise frei ausläuft (Fig. 3, rechts unten). Der weisse Saum, der, je nach dem Substrat verschieden, bald fädig aufgelöst, bald compact den Thallus als dessen mit dem intensivsten Wachsthum begabte, äusserste Zone umrandet, fehlt hier und der in seiner ganzen Erstreckung mit Ausnahme der Sorale einheitlich graue Thallus endet gegen das *Thelotrema* mit jenen schwach warzigen Erhöhungen, die er stets auf glatter Unterlage nach Ausbildung der Rindenschicht zeigt; er verhält sich im Uebrigen ganz analog dem frei endigenden Thallus, nur dass dessen äusserster Saum fehlt. Ein Vergleich des an *Thelotrema* grenzenden Theiles eines *Ochrolechia*-Exemplares mit dem frei auslaufenden Saum desselben Individuums zeigt das Zurückbleiben jenes gegen diesen. Dennoch findet auch dort ein Fortschreiten und damit natürlich eine Ueberwucherung von *Thelotrema* statt. Diese Thatsache lässt sich schon makroskopisch feststellen, nicht bloss aus der fast kreisförmigen Gestalt des kleinen, mitten in *Thelotrema* wachsenden *Ochrolechia*-Individuums, sondern ebenso sicher aus den kreisbogenähnlichen Ausschnitten, welche andere *Ochrolechia*-Thalli aus bloss einseitig benachbartem *Thelotrema* machen (Fig. 3, rechts).

Ein ähnliches, allmähliches Vordringen der *Ochrolechia* in den Thallus anderer Flechten konnte ich bei *Graphis scripta* und *Lecanora subfusca* constatiren. In allen diesen Fällen ist die überwucherte Flechte dicht vor dem *Ochrolechia*-Thallus von einer dunkeln Linie umsäumt, welche das Absterben der betreffenden Flechte, bewirkt durch das Vordringen der *Ochrolechia*, kundgiebt.

4. *Pertusaria Westringii* (Ach.) Nyl.

Diese Steinflechte schmiegt sich eng an das Substrat an und ich möchte ihren Thallus im Gegensatz zu Darbishire für eine *Pertusaria* eher als dünn denn als dick bezeichnen. Wenn derselbe Autor (l. c., p. 611) ferner sagt: „Die Dicke des Thallus ist wegen der Unregelmässigkeiten der Unterlage sehr verschieden, besonders da die Oberfläche des Flechtenthallus im Grossen und Ganzen ziemlich gleichmässig hoch ist“, so halte ich — wenigstens nach dem mir vorliegenden Material — gerade die entgegengesetzte Behauptung für richtig: Der allenthalben annähernd gleich dicke Thallus bietet auf seiner Oberfläche ein ziemlich getreues Abbild der Unebenheiten des Substrates. Besonders auffällig ist dies bei

seinem Verhalten gegenüber dem Thallus einer sterilen und deshalb unbestimmbaren, weissen Krustenflechte, die bei oberflächlicher Betrachtung des betr. Stückes dem freien Rande der *Pertusaria* bloss dicht vorgelagert zu sein scheint. Es erweist sich jedoch bei genauerer Untersuchung, dass der wie bei andern Pertusariaceen mit einer dunkeln Randzone versehene Thallus der *P. Westringii* bereits ein ansehnliches, an einer Stelle mehrere Centimeter breites Stück dieser Flechte ungehindert überwachsen hat. Schon dem blossen Auge zeigt sich diese Ueberwucherung durch eine plateauartige Erhöhung des *Pertusaria*-Thallus an, die in ihrer Mitte die grösste Breite aufzuweisen hat und die sich nach der einen Seite allmählich, nach der andern rascher zuschrägt, indem sie so die Ausdehnung, welche der überwucherte Theil des unbestimmten Lichen vor der Vernichtung durch die *Pertusaria* erlangt hatte, klar vor Augen führt. Die letztere folgt auf dieser Ueberwucherungsstelle so sehr den Erhöhungen und Vertiefungen der unter ihr befindlichen Flechte, dass man deren ursprüngliches Bild reconstruiren könnte. Dass hierbei keine Täuschung vorliegt, ergiebt, ausser der mikroskopischen Untersuchung, ein Vergleich mit dem noch nicht überwucherten Theile der unbekannten Flechte[1]).

5. *Variolaria corallina* (L.) Ach.

Darbishire sagt l. c. p. 627 von dieser Flechte: „Einen deutlichen Rand sah ich nicht, er scheint aus losen Thalluswarzen, Thallussäulchen und einzelnen Hyphenfäden zu bestehen.“ So abweichend wie der Rand nach diesen Worten von dem der Pertusariaceen, die einen ähnlichen Thallusaufbau zeigen, zu sein scheint, habe ich ihn an den mir vorliegenden Exemplaren nicht gefunden. Eine gewisse Variabilität ist ihm allerdings nicht abzusprechen und insofern besteht Darbishire's Beschreibung zu Recht, wenngleich

1) Ueber dies Verhältniss der beiden Nachbarn zu einander habe ich eingehenden Bericht erstattet, um die völlige Haltlosigkeit einer andern Ansicht darzuthun, dass nämlich die stufenförmige Erhöhung dadurch zu Stande komme, dass ein Individuum der *Pertusaria Westringii* von einem andern derselben Art überwachsen werde. Die Verkehrtheit dieser Auffassung brauche ich nicht erst durch den Hinweis auf das Fehlen eines in diesem Falle doch zu erwartenden Randes der vermeintlich überwuchernden Flechte nach der Seite der überwucherten zu widerlegen, der beste Beweis gegen sie ist die oben gegebene Darstellung des vorliegenden Falles.

Was übrigens das Zusammentreffen zweier Individuen der *P. Westringii* anlangt, so haben wir dieses an einem anderen Orte bereits behandelt (p. 62).

ich die „Thallussäulchen“ als eine erst secundär weiter innen aus den „Thalluswarzen“ hervorgehende Bildung von vorne herein von der Gestaltung des Randes ausschliessen möchte. Aehnlich wie *Pertusaria communis* und *Variolaria globulifera* je nach dem Standort auffällige Verschiedenheiten in der Ausbildung des Randes zeigen können, so scheint sich auch *Variolaria corallina* zu verhalten. Wie jene im dichten Walde in einen dünnen, fast fädigen Rand auslaufen, an freien Orten dagegen einen weit dickeren Rand erzeugen, so sind es auch wohl hier die äusseren Bedingungen, welche die Veranlassung zu der verschiedenartigen Entwickelung des Randes der *Variolaria corallina* sind; genauer habe ich dies nicht zu ermitteln vermocht, weil mir die Beobachtung der Pflanze an ihren Standorten nicht möglich war. Der Thallusrand war in allen von mir beobachteten Fällen ziemlich schmal, sowohl im mehr fädigen Zustande als auch dann, wenn er sich von dem angrenzenden, ausgebildeten Thallus kaum unterschied und sich fast ganz aus jugendlichen „Thalluswarzen“ zusammensetzte.

Von letzterer Art ist der Rand, den ich über eine *Aspicilia*-Species sich hinüberschieben sah. Die dünne Kruste dieser Flechte scheint ihn bei seiner Ausdehnung nicht erheblich zu behindern; immerhin aber unterbleibt die fädige Ausbreitung des Randes, da ähnlich wie in manchen anderen Fällen eine gewisse Verzögerung des Wachsthums durch die Anwesenheit der fremden Kruste erfolgt.

6. *Haematomma coccineum* Dicks.

Haematomma coccineum gehört sowohl in der gewöhnlichen Form an Felswänden als auch in der rindenbewohnenden Form *(leiphaema)* zu den wirksamsten Ueberwucherern anderer Flechten. Zu dieser Thätigkeit ist es in hohem Grade befähigt durch die eigenartige Ausbildung seines schneeweissen Randes, der allseitig ausstrahlt und durch seine lockere, flockig-fädige Textur den Vergleich mit dem Mycel von Schimmelpilzen aufdrängt. Zur Vervollständigung der makroskopischen Beschreibung sei noch hinzugefügt, dass der Thallus bereits ziemlich nahe dem Rande an seiner Oberfläche ein staubiges Aussehen hat. Dieser dünne, oft ungleichmässig vertheilte, soredienartige Staub von schwach grünlicher Farbe verschafft der Flechte, zusammen mit dem bald mehr, bald weniger unter ihm hervorschimmernden, hellen Grau der tiefer gelegenen Thallustheile, ein sehr charakteristisches Gepräge.

Der lockere Aufbau des Randes und auch des übrigen Thallus lässt auf ein verhältnissmässig rasches Wachsthum dieser Flechte schliessen.

Ich beobachtete unter anderen als ihre Nachbarin *Gyalecta Flotowii* Krb., eine nur in dichten Waldungen auf der Borke alter Eichen lebende Flechte. *Haematomma* überspinnt mit seinem büschelig-fädig ausstrahlenden Rand nicht nur den dünnen, *Chroolepus* führenden Thallus dieses unscheinbaren Lichen völlig unbehindert, auch die zahlreichen, kleinen, rosa bis gelblich gefärbten Apothecien desselben trifft das gleiche Schicksal: die *Haematomma*-Hyphen wachsen über den Rand der Frucht hinüber und bedecken allmählich die Scheibe mit einem filzigen Ueberzug. An keiner Stelle habe ich bemerken können, dass *Haematomma* in das Apothecium selbst eindringt, sein ganzes Wachsthum spielt sich oberflächlich ab.

Auf dem gleichen Substrat wie *Gyalecta*, der locker abblätternden Borke sehr alter Eichen, wächst *Biatorina pilularis* Krb. (*Lecidea subduplex* Nyl.). Da sie oft grössere Partien ihrer Unterlage, sei es nun die nackte Borke oder Moospolster[1]), zusammenhängend überzieht, so ist auf ihr die Ansiedelung des *Haematomma* mit wünschenswerther Deutlichkeit in allen Stadien zu verfolgen, zumal der krasse Farbenunterschied beider Lichenen — das satte Grün der *Biatorina*, das grelle Weiss der *Haematomma* mit dem Stich ins Graugrünliche — das sichere Erkennen auch der kleinsten Soredienanflüge dieses auf jener erlaubt. Die kleinsten, weissen Fleckchen auf der *Biatorina* sind die erst vor kurzer Zeit durch Thiere oder durch die Atmosphaerilien dorthin getragenen Soredien selbst, die sich allmählich durch Theilung vergrössern.

Es lässt sich noch eine Reihe von Flechten nennen, die, ähnlich wie die beiden genannten, dem gleichmässig sich ausbreitenden *Haematomma* zum Opfer fallen. Die meisten Kryoblasten, welche an älteren, in Waldungen stehenden Eichen und Rothbuchen, dem Lieblingsstandort des *Haematomma*, vorkommen, setzen seiner Ueberwucherungsthätigkeit gar keinen Widerstand entgegen, so u. a. *Thelotrema lepadinum*, *Pertusaria Wulfenii*, *Lecanora subfusca*, *Biatora quercea* und *Stigmatidium venosum*.

1) Ihr Verhalten gegenüber Moosen wird an einer anderen Stelle besprochen werden.

Bemerkenswerther Weise vermag ihm selbst *Variolaria amara* meistens keinen Widerstand zu leisten; nur selten wird es durch sie am Fortschreiten gehindert. In letzterem Falle kommt wohl das höhere Alter oder sonstige Indispositionen des *Haematomma* in Betracht.

Die Ausdehnung, welche *Haematomma* im Laufe der Zeit auf den betr. Baumrinden gewinnt, ist entsprechend der Schnelligkeit seines Wachsthums und seiner Fähigkeit, andere lebende Lichenen zu überwuchern, eine sehr ansehnliche: auf weite Strecken sind die Stämme später fast nur von dem grünlich-weissen, mehligen, allmählich etwas dicker werdenden Thallus dieses Lichen bedeckt, selten finden sich innerhalb derselben noch kleine Reste anderer Flechten, die noch nicht überwuchert worden sind.

Abgrenzungssäume werden zwischen zusammentreffenden Individuen des *Haematomma* nicht gebildet.

7. *Lecanora orosthea* Ach. über *Lecidea distincta* (Th. Fr.) Nyl.

Die zierliche *Lecidea distincta*, leicht kenntlich an den hellröthlichbraun gefärbten Thalluswarzen, der im Gegensatz dazu dunkelbräunlichen Basalschicht und den schwarzen Apothecien, hat eine nur geringe Dicke. Der Rand zeigt eine dendritische Zertheilung der Hyphen.

Die hell schwefelgelbe *Lecanora orosthea* ist auf ihrer Oberfläche mehlig-staubig, ihr Thallus ist etwas dicker als der von *Lecidea distincta*, sein Rand mehr büschelig-fädig. Die äussersten Hyphen rufen durch ihre dunklere Färbung einen makroskopisch als feine, bläuliche Linie sichtbaren Saum hervor, der den im Uebrigen einfarbig gelben Thallus umgiebt und sowohl auf dem nackten Stein als auch dann, wenn die *Lecanora* mit der *Lecidea* zusammenstösst, zu erkennen ist.

Lecidea distincta wird von ihrer Nachbarin überwachsen, wie es sich bei ihrer geringen Thallusdicke erwarten liess.

8. *Lecanora subradiosa* Nyl.

Lecanora subradiosa hat einen strahlig effigurirten Thallusrand, der etwas an den von *Placodium murorum* erinnert. Auf einem Porphyrstück aus Südtirol wuchs diese Pflanze zusammen mit *Lecanora dispersa*, deren Apothecien ohne sichtbaren Thallus bald

in strichförmiger Anordnung kleine Furchen des nackten Gesteins auskleiden, bald, zu kleinen Gruppen vereinigt, in schwachen Vertiefungen des unregelmässig verwitterten Porphyrs auftreten. Ihre Anwesenheit vermag die strahlige Ausbreitung des placodinen Randes der *Lecanora subradiosa* nicht aufzuhalten. Er geht über sie hinweg ebenso als wüchse er auf dem blossen Gestein.

Treffen die von den einzelnen Individuen der *Lecanora subrad.* gebildeten Kreise zusammen, so erfolgt eine so innige Verschmelzung, dass die Linie, auf der die Thalli sich begegneten, bald nicht mehr zu erkennen ist. Es entstehen auf diese Weise Thalluscomplexe, deren Ränder unregelmässig mehrfach kreisbogenförmig sich ausbuchten. Bei weiterem Wachsthum wird auch dieses letzte Zeichen dafür, dass der betr. Thallus aus mehreren Individuen entstanden ist, allmählich verwischt, indem wiederum ein annähernd kreisförmiger Rand entsteht.

9. *Zeora sordida* (Pers.) Krb. mit *Rhizocarpon geographicum.*

Zeora sordida ist auf Gesteinen vulkanischen Ursprungs häufiger als auf anderen zu finden; dort kommt sie in dicken und ausgedehnten Krusten vor, deren Aufbau an einer späteren Stelle dieser Arbeit noch beleuchtet werden soll.

Ihr Lieblingsstandort macht sie oft zum Nachbarn des *Rhizocarpon geographicum*, dessen Ueberwucherung ihr wegen ihres dickeren Thallusrandes leicht zu gelingen scheint. Der scharfe Farbenunterschied des schwefelgelben *Rhizocarpon*-Thallus von dem aschgrauen der *Zeora* erleichtert schon die makroskopische Untersuchung ungemein. Der äusserste Saum der *Zeora* zeigt ein grau-bläuliches Schwarz; man sieht deutlich, wie der *Zeora*-Rand die an der Grenze liegenden, unregelmässig abgerundeten, sich von der schwarzen Basalschicht grell abhebenden, gelben Thallusfelder des *Rhizocarpon* bereits theilweise überwachsen hat. Das krasse Gelb der an der Grenze gelegenen *Rhizocarpon*-Felder erfährt bei der Annäherung des fortwachsenden *Zeora*-Saumes eine Verfärbung ins Dunkelgraue, jedoch handelt es sich dabei noch nicht um eine Zerstörung des gelben Farbstoffes, vielmehr nur um eine äussere Verringerung seiner Sichtbarkeit durch absterbende Hyphen. Dass dem wirklich so sei, wird schon bei Lupenvergrösserung durch winzige, verwaschen gelbe Flecke erkennbar, die dem grauen *Zeora*-Thallus noch in ziemlicher Entfernung vom gegenwärtigen Rande

ein- oder aufgelagert erscheinen und die sich als die letzten Ueberreste von *Rhizocarpon* darstellen, das früher den jetzt von *Zeora* eingenommenen Platz besetzt hielt. Es ist durch die spaltende Kraft der lebhaft vegetirenden *Zeora*-Hyphen in diese kleinen Partikelchen zersprengt worden, denen man ihre Herkunft nur noch an ihrer im Verhältniss zum Schwefelgelb des ungestörten Thallus allerdings auch schon bleicher gewordenen Farbe ansehen kann.

Der Querschnitt solcher Grenzstücke (Fig. 4) zwischen beiden Lichenen bietet ein klares Bild von der energischen Ueberwucherung der Landkartenflechte durch die *Zeora*. Es ist keineswegs ein blosses Ueberwachsen, sondern vielmehr eine völlige Zerstörung des unterliegenden Lichen, die sich sowohl in einer intensiven Zerspaltung der *Rhizocarpon*-Reste durch die sich überall eindrängenden *Zeora*-Hyphen als auch in einer Auflösung dieser Reste äussert.

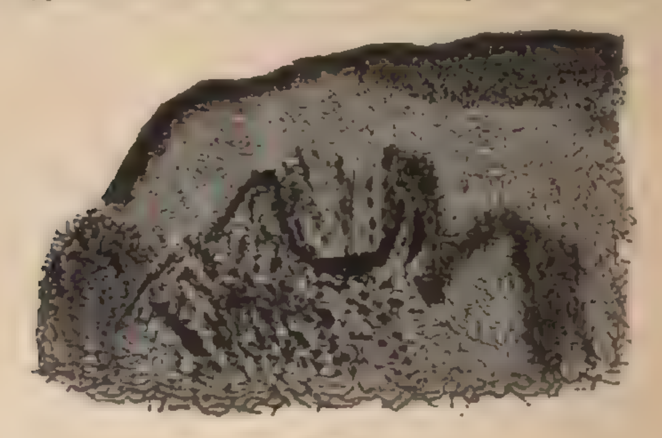


Fig. 4.
Ueberwucherung des *Rhizocarpon geographicum* durch *Zeora sordida*. Die *Zeora* spaltet mit ihren Hyphen das unterliegende *Rhizocarpon* in kleine Bruchstücke, die allmählich völliger Auflösung anheimfallen. Im Innern ein zerstörtes *Rhizocarpon*-Apothecium. Links unten die erst jüngst überwucherten Partien.

Besonders in der direct an den noch intacten Theil einer *Rhizocarpon*-Warze angrenzenden Zone ist der Zersprengungsvorgang klar zu verfolgen. Die *Zeora*-Hyphen halten bei ihrem Vordringen in die *Rhizocarpon*-Warze ziemlich gleichen Schritt miteinander; die im *Rhizocarpon*-Thallus wuchernden Fäden bleiben nicht hinter dem die *Rhizocarpon*-Kruste überwachsenden, äusserlich sichtbaren Rande der *Zeora* zurück. Die Hyphenspitzen des letzteren sind die einzigen, vegetativen Thalluselemente des *Zeora*-Pilzes, welche

eine andere Farbe als weiss haben; sie sind, wie schon angedeutet, bläulichgrau, doch hat diese Färbung augenscheinlich nichts mit der Ueberwucherung zu thun, sie ist vielmehr als jene Randzonenbildung aufzufassen, die bei *Variolaria globulifera* bereits ausführlich dargestellt wurde und die auch hier nur denjenigen Randpartien eigen ist, welche eine den Witterungsumschlägen stärker ausgesetzte Lage haben[1]).

Die *Zeora*-Hyphen verändern sich bei der Durchwucherung des *Rhizocarpon* gar nicht. Aber auch an *Rhizocarpon* selbst sind wenig Veränderungen wahrzunehmen. Seine kurz gegliederten, dickeren Hyphen haben einen vorwiegend verticalen Verlauf, die zwischen ihnen unter der pseudoparenchymatischen Rindenschicht gelegenen Gonidien sind häufig nicht kugelig, sondern stellen Ellipsoide dar, deren grössere Achse der verticalen Richtung der Hyphen parallel ist. Diese bei *Rhizocarpon* nicht immer zutreffende Erscheinung kommt möglicher Weise ähnlich zu Stande, wie die in dieser Hinsicht allerdings viel weiter ausgebildeten *Stichococcus*-Formen, die Neubner bei Calicieen beschrieben hat.

Von den Hyphen des *Rhizocarpon* unterscheiden sich die der *Zeora* durch ihre geringere Dicke und ihre Langgliedrigkeit. Sie wachsen als dichtes Bündel in horizontaler Richtung in den Thallus der Landkartenflechte hinein, alles sich ihnen entgegenstellende in der schon angedeuteten Weise zerspaltend. Das mikroskopische Bild gewinnt noch an Uebersichtlichkeit nach Anwendung von Chlorzinkjod, da sich die verticalen Hyphen des *Rhizocarpon* dadurch blau färben, während *Zeora* ungefärbt bleibt. Mit der Zersplitterung des *Rhizocarpon* tritt auch eine Auflösung desselben ein, daher wird die Blaufärbung seiner Hyphen in der Uebergangszone diffus und undeutlich. Ebenso zeigen auch die Algen von *Rhizocarpon* an der Grenzpartie Degenerationserscheinungen; während in dem noch intacten *Rhizocarpon* das Plasma in ihrer Zelle gleichmässig vertheilt ist, fällt es auf, dass in den von der *Zeora* angegriffenen Theilen der Plasmaschlauch der Algen von der Membran zurückgetreten ist und einen unregelmässig geformten Klumpen bildet, ein Zeichen für ihren Zerfall. Auch sie werden ähnlich wie die Hyphen der Flechten, welcher sie angehörten, allmählich um so undeutlicher, je länger sie sich bereits in dem wuchernden Gewebe der *Zeora* befinden. Durch Chlorzinkjod

1) An geschützteren Orten ist der *Zeora*-Rand rein weiss.

konnten sie aber noch nachgewiesen werden, wenn von den sie umgebenden Hyphen des *Rhizocarpon* bereits keine deutliche Spur mehr vorhanden war; sie verschwinden also weniger leicht als diese.

Auch die Basalpartien des *Rhizocarpon* werden von den *Zeora*-Hyphen unterminirt und mittelst Durchwucherung in den Thallus aufgenommen, sie scheinen noch am längsten von allen *Rhizocarpon*-Hyphen den zersetzenden Einflüssen zu widerstehen, da sie sich mit Chlorzinkjod noch intensiv färben, während die oberen *Rhizocarpon*-Schichten schon fast verschwunden sind; möglicher Weise kommt dies daher, dass sie später angegriffen werden als die höher gelegenen Partien.

Einem ähnlichen Vernichtungsprocess wie der Thallus von *Rhizocarpon* fallen auch seine Apothecien bei dem Vordringen der *Zeora* anheim. Auch sie werden durch unterseits sich zwischen sie und das Substrat eindrängende *Zeora*-Hyphen emporgehoben und durchwuchert, wenngleich dieser Vorgang wegen des dichteren Gefüges der Hüllschichten der Früchte und der grösseren Widerstandsfähigkeit der dieselben bildenden Hyphen naturgemäss ein erheblich langsamerer sein muss als beim vegetativen Thallus.

Die Ueberwucherung der *Lecidea tessellata* durch *Zeora sordida* weicht so wenig von dem soeben beschriebenen, gleichartigen Vorgang bei *Rhizocarpon* ab, dass eine blosse Erwähnung genügt [1]).

Zeora sulphurea, eine nahe Verwandte der *Z. sordida*, scheint in ähnlicher Weise wie diese *Rhizocarpon geographicum* zu überwachsen. Ob der Ueberwucherungsprocess hier jedoch ebenso energisch wie bei *Z. sordida* verläuft, ist mir, wenigstens nach dem mir vorliegenden Material, zweifelhaft; es fehlt der sich allmählich abdachende Rand der *Z. sordida*, der sich, ohne einem erheblichen Widerstande zu begegnen, über die benachbarte Flechte ausbreitet. Der Rand der *Z. sulphurea* gegen *Rhizocarpon* hin ist dicker und

1) Hier ist der Ort, darauf hinzuweisen, dass *Zeora sordida* in ihrer Thätigkeit benachbarten Krusten, besonders denen des *Rhizocarpon geographicum* gegenüber, als Repräsentant einer ganzen Reihe von Flechten aus verschiedenen Gruppen gelten kann. Zum Studium dieser sicher noch manche interessante Einzelheiten aufweisenden Gruppe ist ein längerer Aufenthalt im Gebirge unerlässlich. Gab doch selbst mein eigenes, reiches besonders zu diesem Zweck gesammeltes Material aus dem Riesengebirge vielfach nur unklare Aufschlüsse, die deshalb in der vorliegenden Arbeit nicht erwähnt worden sind.

abgerundeter als auf glattem Gestein; jedenfalls ein Zeichen für eine bedeutendere Wachsthumshemmung dieser Flechte durch *Rhizocarpon* im Vergleich zu der kaum merklichen von *Z. sordida* in derselben Lage.

10. *Lecidella spectabilis* Flk.

Lecidella spectabilis verhält sich gegenüber dem *Rhizocarpon geographicum* ähnlich wie *Zeora sordida*. Nach den mir von beiden Flechten vorliegenden Exemplaren zu urtheilen, wird *Lecidella* noch weniger von *Rhizocarpon* gehindert als *Zeora*. Interessant ist ihr Rand, der aus tiefblauen, büschelig verlaufenden Hyphen gebildet wird, die dicker sind als die gewöhnlichen, weissen Thallus-Hyphen. Sie breiten sich oberflächlich aus, dringen aber auch in das *Rhizocarpon* ein, das sich bräunt und abstirbt. Später wachsen auch weisse Hyphen in die getödtete Flechte hinein; sie nehmen theilweise ihren Ursprung aus den blauen Randhyphen, indem diese bei ihrem Weiterwachsen die blaue Farbe verlieren. Uebrigens lassen sich die blauen Hyphen noch ziemlich weit in den *Lecidella*-Thallus hinein verfolgen, sie werden jedoch nach innen allmählich undeutlicher. Die Farbe tritt auf dem Querschnitt etwas weiter vom Rande entfernt in Form senkrecht zur Fläche gestellter Zonen hervor, während die dazwischen liegenden, breiten Partien nur weisse Hyphen zeigen. Möglicher Weise steht diese Anordnung mit dem graduellen Vorrücken der *Lecidella* in die *Rhizocarpon*-Warzen in Beziehung.

Die Zerspaltung der *Rhizocarpon*-Reste schreitet im Innern der *Lecidella* rasch immer weiter fort; an der Grenze ihrer Sichtbarkeit sind sie in winzig kleine Bruchstücke zersprengt, zwischen denen sich die dünnen, weissen Hyphen der siegreichen *Lecidella* in dichtem Geflecht eingeschoben haben. Durch das allmähliche Undeutlichwerden und schliessliche Verschwinden dieser Reste offenbart sich das Auflösungsvermögen der *Lecidella*-Hyphen.

11. *Lecanora atra* (Huds.) Ach.

Lecanora atra, auf deren rein epiphloeodisches Wachsthum bereits Lindau (l. c., p. 30) kurz hingewiesen hat, konnte ich auf zweierlei Substraten untersuchen: auf Stein und auf Rinde.

Porphyrstücke aus Südtirol, die gleichmässig mit der dünnen Kruste der *Biatora lygaea* Ach. überzogen waren, boten gerade

wegen dieses zusammenhängenden *Biatora*-Ueberzuges eine ausgezeichnete Gelegenheit, die Ueberwachsung dieser Flechte durch andere Lichenen mit Sicherheit nachzuweisen. Eins der schönsten Beispiele dafür bildet unsere *Lecanora*, die sich übrigens auch durch Flechten mit dickerer Kruste, z. B. *Rhizocarpon geographicum*, nicht in ihrer allseitig radialen Ausbreitung stören lässt, sondern dieselben ebenso, wie es von *Zeora sordida* geschildert wurde, überwuchert.

Das gleiche Bild bietet ihr Verhalten einer Reihe von krustigen Rindenflechten gegenüber, von denen ich hier *Lecidella enteroleuca* nenne.

12. *Lecanora atriseda* (Fr.) Nyl.

Malme[1]) hat vor einigen Jahren, gestützt auf genaue anatomische Untersuchung, einen eigenartigen Fall von Zusammenleben zweier Flechtenarten nachgewiesen, nämlich den von *Lecanora atriseda* mit *Rhizocarpon geographicum*. In der Fülle von Exemplaren, welche er von verschiedenen Orten untersuchen konnte, war die *Lecanora* stets mit *Rhizocarpon* vergesellschaftet. Aus dieser Thatsache und aus der zerstörenden Thätigkeit, welche sie dem *Rhizocarpon* gegenüber entfaltet, zieht Malme inductiv den Schluss, dass *Rhizocarpon* zu *Lecanora* in dem Verhältniss des Wirthes zum Parasiten stehe. Da der Schmarotzer nur auf *Rhizocarpon* vorkommt und somit an dieses gebunden zu sein scheint, so gebraucht Malme auch für dies Verhältniss die Bezeichnung „antagonistische Symbiose“, die bereits früher von Th. Fries und Almquist[2]) für einige, etwas anders geartete Fälle verwendet worden ist.

Minks hat das Verhalten dieser beiden Flechten zu einander als ein Beispiel für seine „Protrophie“ angeführt und tritt der Malme'schen Auffassung entgegen. Es musste deshalb für mich von besonderer Wichtigkeit sein, gerade diese *Lecanora* nachuntersuchen zu können[3]).

1) Lichenologiska notiser. Af Gust. O. A. Malme. I. Ett exempel på antagonistisk symbios mellan tvenne lafarter. (Botaniska Notiser 1892, p. 125—130). — *Ferner*. Ein Fall von antagonistischer Symbiose zweier Flechtenarten. (Botan. Centralblatt, LXIV, 1895, p. 46—49).

2) Th. M. Fries, Lichenographia Scandinavica, p. 343. — Almquist, Monographia Arthoniarum Scandinaviae (Kongl. Sv. Vet. Akademiens Handl. XVII).

3) Herr Dr. Malme hatte die Güte, mir auf meine Bitte Material zu senden.

Zunächst eine kurze, makroskopische Beschreibung. Die Warzen der beiden Flechten kommen im bunten Durcheinander auf den von ihnen besiedelten Steinen vor. Diese eigenthümliche Erscheinung verdankt ihre Entstehung der Lebensweise von *Lecanora atriseda*. *Rhizocarpon geographicum* breitet sich bekanntlich, wenn es ungestört ist, gleichmässig radial auf dem Substrat aus; die einzelnen Thalluswarzen schliessen sich mosaikartig dicht aneinander an, indem sie zwischen sich nur den Apothecien Raum gewähren. Gegen den Rand aber werden sie spärlicher gesät und lassen Lücken zwischen sich, in denen der schwarze Protothallus zu Tage tritt.



Fig. 5.
Ueberwucherung des *Rhizocarpon geographicum* durch *Lecanora atriseda* in vorgerücktem Stadium. Zerspaltung und schliesslich völliges Verschwinden der unterliegenden Flechte.

Durch die zerstörende Thätigkeit der *Lecanora* wird bald hier, bald dort eine *Rhizocarpon*-Warze zerstört und durch den Thallus des Parasiten ersetzt. So kommt das buntgewürfelte Bild zu Stande, das durch die unregelmässige Vertheilung des gelben *Rhizocarpon* und der braunen *Lecanora* gebildet wird.

Betrachtet man die *Rhizocarpon*-Warzen genauer, so fällt auf, dass sie in den an die *Lecanora* grenzenden Partien eine graue bis schwarze Verfärbung zeigen, die sich bisweilen über eine ganze Warze ausdehnt. An manchen Stellen lässt sich schon bei Lupen-

vergrösserung sicher feststellen, dass eine *Rhizocarpon*-Warze theilweise von einer *Lecanora*-Warze überwachsen ist.

Die mikroskopische Untersuchung (Fig. 5, p. 83) giebt uns über die parasitische Thätigkeit der *Lecanora* völlige Aufklärung. Ein ausgezeichnetes Unterscheidungsmittel, das die Beobachtung sehr erleichtert, ist die verschiedenartige Farbenreaction der beiderlei Flechtenhyphen bei Anwendung von Chlorzinkjod; *Rhizocarpon* färbt sich intensiv blau, während die *Lecanora*-Hyphen ungefärbt bleiben oder nur sehr schwach gelb werden. Auch die Gestalt der Hyphen ist eine verschiedene: bei *Rhizocarpon* ziemlich dick und kurzgliedrig, meist mehr oder minder säulenförmig senkrecht gestellt, bei *Lecanora* geschlängelt, dünner und länger gegliedert. Bemerkenswerth ist die Rindenbildung der *Lecanora:* dicht über der Gonidienschicht treffen wir abgestorbene, gebräunte Hyphen- und Gonidienreste, die von einer durchsichtigen, nicht sehr dicken Schicht überzogen sind, welche wohl aus der weiteren Zerstörung ähnlicher Reste ihren Ursprung herleitet.

Betrachten wir nun ein ziemlich vorgerücktes Stadium der Ueberwucherung des *Rhizocarpon* durch die *Lecanora*. Die Hyphen und Gonidien des *Rhizocarpon* sind abgestorben und zwischen ihnen wuchert das Mycel des Schmarotzers, der sich auf der Oberseite mit wohl ausgebildeter Markschicht, Gonidienzone und Rinde über die *Rhizocarpon*-Warze ausbreitet. Die hellere Blaufärbung mancher *Rhizocarpon*-Theile gerade an den durchwucherten Stellen lässt auf eine schon eingeleitete, völlige Zerstörung der Hyphen des Wirthes schliessen. Der Zusammenhang der *Rhizocarpon*-Kruste ist bereits merklich gelockert worden, grössere und kleinere Partien sind durch *Lecanora*-Hyphen auseinandergesprengt. Das Endresultat ist das völlige Verschwinden des *Rhizocarpon*. Einzelne Theile, besonders solche der Rinde, können auch durch die Thätigkeit der *Lecanora* ganz nach aussen an die Oberfläche gedrängt werden, wo sie dann ausser der zerstörenden Wirkung der eingedrungenen Flechte noch der Verwitterung durch die Atmosphärilien ausgesetzt sind. Die Rinde des *Rhizocarpon* ist besonders leicht kenntlich an der Ablagerung jenes grüngelben Stoffes, welcher die intensive Farbung des *Rhizocarpon* hervorruft und der auch dem vernichtenden Einfluss der *Lecanora* lange trotzt.

IIIa. Die Ueberwucherung von Laub- und Strauchflechten durch Pertusariaceen.

1. *Variolaria globulifera* Turn. über *Parmelia perlata* Ach.

Die *Parmelia* erstreckt sich in den vorliegenden Exemplaren über die Rinde von Hainbuchen auf grosse Flächen mit ihrem wellig-gebogenen Laube, sie hat ein gesundes und lebenskräftiges Aussehen. An verschiedenen Stellen des Randes ist die *Variolaria* von der glatten Baumrinde oft ein ansehnliches Stück weit auf die *Parmelia* übergegangen. Vor dem weissen *Variolaria*-Rande tritt deutlich eine schwarze Linie hervor, die sich schon makroskopisch als der durch die Einwirkung der *Variolaria* bereits vor der Ueberwucherung abgestorbene Thallus der *Parmelia* ausweist.

Der anatomischen Beschreibung der Zerstörung, welche die *Variolaria* im Thallus der *Parmelia* hervorruft, sei eine kurze Darstellung des inneren Aufbaues der Laubflechte im gesunden Zustande zur Orientirung vorausgeschickt. Die untere Rinde ist nicht sehr dick, pseudoparenchymatisch, schwarz und mit gleichfarbigen, oft langen Rhizinen besetzt, diese fehlen an den Stellen, wo die Thalluslappen sich in der dieser Species eigenthümlichen Art emporwölben. Nach oben folgt die Markschicht, bestehend aus farblosen, dicken Hyphen, die ein verhältnissmässig lockeres Gewebe mit vorherrschendem Längsverlauf darstellen. Die darüber gelegene Algenschicht schliesst sich direct an die obere Rinde an, die dünn, locker parenchymatisch und von hellbräunlicher Farbe ist.

Der Querschnitt einer von *Variolaria* (Fig. 6, p. 86) überwucherten Partie zeigt den *Parmelia*-Thallus völlig gebräunt und zwar tritt diese Absterbeerscheinung schon etwas vor dem Rande der *Variolaria* ein, daher die schon mit dem blossen Auge erkennbare schwarze Linie als Grenze des gesunden Theiles gegen den bereits überwucherten und abgestorbenen. Die *Variolaria* durchdringt eine Strecke weit hinter ihrem weiter fortwachsenden Rande die Rinde der *Parmelia* und zwar sowohl die untere als auch die obere; wegen der welligen Laubform der *Parmelia* findet nämlich oft eine Ueberwucherung derselben von beiden Seiten statt. Durch die geringe Dicke der beiderseitigen Corticalschichten unserer Laubflechte ist dies Eindringen sehr erleichtert. Ueber das Hineinwachsen der *Variolaria* in die *Parmelia* kann kein Zweifel bestehen; nicht allein,

dass die Hyphen im Innern dieselbe geringe Dicke wie die *Variolaria*-Hyphen ausserhalb der getödteten *Parmelia* zeigen, sowie auch den gleichen dichten und wirren Verlauf erkennen lassen — im Gegensatz zu den bedeutend dickeren und ziemlich locker gewebten Markhyphen der *Parmelia* (Fig. 6, rechts unten) —, in günstigen Präparaten lassen sich sogar einzelne Hyphen oder ganze Bündel derselben bei ihrem Eindringen von aussen nach innen ein Stück weit verfolgen.

Die dicken, bei ihrem Absterben gebräunten *Parmelia*-Hyphen gehen nunmehr einem völligen Zerstückelungsprocess entgegen, der schliesslich zu ihrem gänzlichen Verschwinden führt. Die Markhyphen sind am wenigsten widerstandsfähig, sie werden durch die

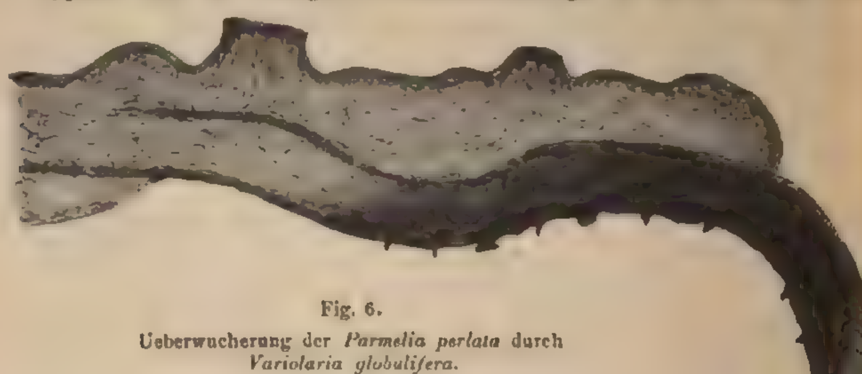


Fig. 6.
Ueberwucherung der *Parmelia perlata* durch *Variolaria globulifera*.

lebhaft wuchernden *Variolaria*-Fäden augenscheinlich in kleine Partien zerrissen, ihre dunkle Farbe bleicht allmählich wieder ab und zuletzt verschwinden sie ganz in dem dichten Gewirr der feinen, weissen Hyphen des siegreichen Eindringlings. Länger als die wohl überhaupt mit einer zarten Membran versehenen Markhyphen leisten die, wie erwähnt, bereits im Leben der *Parmelia* bräunlich gefärbten Corticalschichten dieser Auflösung Widerstand. Auch sie werden ja, wie wir bereits sahen, von den hereindringenden Hyphen an vielen Stellen durchbrochen, aber sie lassen sich denn doch noch auf eine grössere Strecke hin als zwei bräunliche, allmählich bleicher werdende, zuletzt verschwindende Bänder innerhalb des *Variolaria*-Thallus verfolgen, während im Innern schon gar nichts mehr von den Markhyphen der Laubflechte zu bemerken ist. Bei dieser Vernichtung der abgestorbenen *Parmelia*-Reste spielen augenscheinlich ausser den mechanischen auch chemische Einwirkungen der eindringenden Krustenflechte eine Rolle, dafür spricht die völlige

Auflösung der Hyphen der Laubflechte. Ebenso kann man annehmen, wenn auch nicht dafür mit voller Sicherheit den Beweis führen, dass *Variolaria* mittelst saprophytischer Ernährung von diesem Eindringen einen gewissen Nutzen hat; das ungemein üppige Wachsthum ihrer Hyphen in der abgestorbenen Laubflechte lässt in der That eine solche Vermuthung in hohem Maasse gerechtfertigt erscheinen, auch das auffällig rasche Verschwinden der *Parmelia*-Reste in der durchwucherten Partie deutet auf eine Absorption derselben durch *Variolaria* hin. Ein derartiger Vorgang lässt sich naturgemäss innerhalb des durch obere und untere Rinde wenigstens zunächst noch scharf umgrenzten Thallus einer Laubflechte mit weit grösserer Sicherheit feststellen als bei irgend einer von *Variolaria* überwucherten Krustenflechte, deren Hyphen sich zudem vielleicht durch ihre Dicke wenig oder gar nicht deutlich von denen der *Variolaria* unterscheiden lassen im Gegensatz zu den selbst in Bruchstücken meist noch sicher erkennbaren, dicken *Parmelia*-Fäden.

2. *Variolaria globulifera* über *Parmelia physodes.*

Die anatomischen Einzelheiten, die sich bei dem Vernichtungsprocess beobachten lassen, stimmen mit dem eben beschriebenen Fall ziemlich überein. Trotzdem möchte ich bei der physiologischen Wichtigkeit des Gegenstandes einige Punkte noch besonders hervorheben.

Auf dem Querschnitt setzt sich die Gonidienschicht der *Variolaria* in gerader Linie durch die obere Rinde der *Parmelia* hindurch fort, um sich dann innerhalb des Thallus der durchwucherten Lichene eng an die obere Rinde derselben anzuschliessen. Von den sonst als Rinde junger, lebhaft wachsender *Variolaria*-Thalli fungirenden, straff parallel gerichteten obersten Hyphen ist an der Stelle, wo die obere *Parmelia*-Rinde über der Algenzone liegt, fast nichts zu bemerken. Von dem reinen *Variolaria*-Mycel aus lassen sich die *Pleurococcus*-Algen und die dünnen Pilzfäden durch die dünne, nur andeutungsweise pseudoparenchymatische obere Rinde der *Parmelia* in die letztere Flechte hinein verfolgen: bei der Einwanderung sind die dünnen Hyphen natürlich vorangegangen und die Algen sind von ihrem Symbionten erst nachträglich durch die bereits erweiterten Durchbrechungen der *Parmelia*-Rinde hindurchgeschoben worden. Innerhalb der wie *Parmelia perlata* unter den

Einwirkungen der *Variolaria* mit ihren Hyphenresten völlig verschwindenden *P. physodes* breitet sich also an dieser Stelle scheinbar ein einheitliches Flechtengewebe aus: oben eine heller, unten eine dunkler braune Rinde (beide als letzte, schwerer lösliche Theile von der *Parmelia* herstammend), zwischen ihnen eine Schicht mit dichtgedrängten *Pleurococcus*-Algen, darunter ein dichtfilziges Mark, aus feinen *Variolaria*-Fäden bestehend. Die *Variolaria* bildet innerhalb der *Parmelia* ihre Rinde zunächst nicht aus. Verfolgen wir den Schnitt weiter nach der Seite der noch intacten Thalluspartien von *Parmelia* hin, so sind zunächst deutliche Reste der dicken, gebräunten *Parmelia*-Markhyphen wahrzunehmen, auf einer weiteren Strecke sieht man die weissen Hyphen der *Variolaria* in dichtem Geflecht fast nur noch zwischen basaler Rinde und Mark, ausserdem sind sie vereinzelt zwischen den gebräunten, dicken Markhyphen der *Parmelia* zu finden. Sowohl die *Cystococcus*-Algen wie die Hyphen der *Parmelia* sind hier bereits abgestorben. Die *Pleurococcus*-Algen sind von der *Variolaria* bis ziemlich dicht an die noch völlig aus todten *Parmelia*-Hyphen und -Algen gebildete Partie herangeschoben. Der letzte Theil des Schnittes zeigt noch intactes *Parmelia*-Gewebe. Der Unterschied der demselben angehörenden lebenden *Cystococcus*-Algen gegen die von der anderen Seite eingedrungenen *Pleurococcus*-Colonien im *Variolaria*-Gewebe ist augenfällig; selbst die Einwirkung von Chloralhydrat, das zur Aufhellung des Präparates verwendet worden ist, hat noch einen deutlichen Farbenunterschied zwischen den beiden Algenarten bestehen lassen: *Pleurococcus* zeigt noch ein ziemlich sattes Grün, während *Cystococcus* fast völlig bleich geworden ist.

Also auch hier wieder wie bei *P. perlata* ein allmähliches, völliges Verschwinden der *Parmelia*-Hyphen in dem eingedrungenen, wuchernden Gewebe der *Variolaria*. An einzelnen Stellen erkennt man schon nicht mehr deutlich die dicken Pilzfäden: eine schwach gelbliche, homogene, etwas stärker lichtbrechende Masse, durchzogen von den *Variolaria*-Hyphen, erinnert an ihr früheres Vorhandensein. In anderen, das Endergebniss dieses eigenartigen Umwandlungsvorganges vor Augen führenden Partien haben wir nur noch die rein weisse *Variolaria*. Die einzige mögliche Deutung dürfte die schon bei *Parmelia perlata* angeführte sein: *Variolaria* vermag mittelst chemischer Einflüsse die abgestorbenen Pilz- und Algen-Reste zu lösen und dieselben in diesem Zustande als Nahrung durch Absorption zu verwerthen.

3. Einige Bemerkungen über die Verbreitung der im Vorhergehenden beschriebenen Erscheinung und ihre Bedeutung für die Variolarien.

Wenn wir an dicht mit Variolarien und Laubflechten in buntem Durcheinander besetzten Chausseebäumen, die für derartige Studien meist günstige Objecte sind, die Ausbreitungen der Thalli genauer untersuchen, so bemerken wir bald hier, bald dort einmal, wie eine *Variolaria* aus dem im Uebrigen nahezu kreisförmigen Thallus einer Laubflechte ein mehr oder minder grosses Stück durch ihre Zerstörungsthätigkeit herausgeschnitten hat. Nirgends aber lässt sich eine durch die Ueberwachsung und Durchwucherung von Laubflechten bedingte, grössere Intensität des Wachsthums der Variolarien nach der betreffenden Seite hin constatiren, das Fortschreiten der Krusten ist vielmehr ein gleichmässiges, es wird durch die Anwesenheit von Laubflechten weder merklich verlangsamt noch beschleunigt. Solange die *Variolaria* lebenskräftig ist, lässt sie eine Ueberwachsung durch die Phylloblasten nicht zu. Die sich ihr bei der Durchwucherung der letzteren bietenden Nährstoffe werden offenbar mit zum Aufbau verwerthet, ohne darum einen zu einseitigem Auswachsen Veranlassung gebenden Anziehungspunkt für die Hyphen der Krustenflechte zu bilden. Das Verhalten der Variolarien in dieser Hinsicht trägt durchaus den Charakter des gelegentlichen Saprophytismus an sich, der durch die für die Laubflechten schädliche Wirkung gewisser unbekannter Stoffe, welche die Variolarien entwickeln, unterstützt wird.

4. *Ochrolechia tartarea.*

Nachdem ich bereits die vorstehenden Untersuchungen über *Variolaria* beendet hatte, wurde mir das ähnliche, schon von Kihlman beschriebene Verhalten der *Ochrolechia tartarea* bekannt. Dieser Forscher berichtet in seinen „Pflanzenbiologischen Studien aus Russisch-Lappland“ [1]) von der Ueberwachsung der Laub- und Strauchflechten durch *Ochrolechia* als von einer derart verbreiteten Erscheinung, dass sie den Charakter der Landschaft in hervorragendem Grade beeinflusst. Sie ist daher auch entsprechend ihrer

1) Acta societatis pro fauna et flora Fennica, Vol. VI, No. 3, Helsingfors 1890, p. 118, 125 ff. Vergl. ferner: Kihlman, Neue Beiträge zur Flechtenflora der Halbinsel Kola in Meddel. af Societas pro fauna et flora Fenn. 18. 1891.

Bedeutung für das Vegetationsbild jenes Landes in der Formationenschilderung Kihlman's gewürdigt worden.

Ochrolechia tritt an den betr. Orten als letztes Glied einer Reihe zeitlich aufeinander folgender Gewächstypen auf; ihre directen Vorgänger sind Moose, an anderen Stellen vorwiegend Strauch- und Laubflechten. Nach Kihlman gehört zur Ueberwucherung dieser Pflanzen durch die *Ochrolechia* ein bestimmtes Stadium: Sie wachsen, vor den austrocknenden Winden geschützt, in seichten Mulden allmählich höher und höher, indem der durch ihre Thätigkeit unter ihnen sich bildende Humus langsam die Ausfüllung der Mulden bewirkt. Zuletzt kommen sie mit ihren obersten Theilen so hoch, dass der Wind seine ausdörrende Wirkung, besonders an den in dieser Hinsicht wegen des Fehlens einer dichten, schützenden Rinde am meisten empfindlichen *Cladina*-Arten (*rangiferina, silvatica, alpestris*) ausüben kann: sie beginnen zu kränkeln und nun erst ist nach Kihlman der Boden für die Ausbreitung der vorher nur auf kleine Flecke beschränkten *Ochrolechia* bereitet Sie umspinnt die weniger widerstandsfähigen Flechten und dringt auch in das Innere derselben ein. Vergl. die Aufzählung der zahlreichen von *Ochrolechia* überwucherten Flechten, Moose und Phanerogamen. l. c., p. 126 u. sonst.

Eine mikroskopische Beschreibung der Ueberwucherung von *Cladina* möge in Kihlman's eigenen Worten folgen (p. 132, 133): „Untersucht man solche vor Kurzem abgestorbene Thalluszweige (Podetien), so findet man die sammtartige Bekleidung derselben meistens verschwunden, die Oberfläche des mechanisch wirkenden Hohlcylinders blossgelegt, dunkler gefärbt und von kleinen, weisslichen Warzen gekörnelt Es sind dies die Anfangsstadien der *Lecanora tartarea*, deren relativ dünnwandiges, leicht tingirbares und mit Jod schnell sich blau färbendes, pseudoparenchymatisches[1] Gewebe unter dem Mikroskop mit Leichtigkeit von den gewundenen, stark verdickten *Cladina*-Hyphen unterschieden wird. Wie man sich auf Querschnitten leicht überzeugen kann, dringt die *Lecanora* durch Längenrisse des Hohlcylinders in die axile Höhlung hinein und ist bald hier, bald auf der Aussenseite des Cylinders besser entwickelt. In weiter vorgeschrittenem Zustande nimmt die *Lecanora* an Masse zu und bildet eine zusammenhängende Kruste. Der Querschnitt zeigt jetzt den Hohlcylinder als schmalen, glänzenden, bisweilen zersprengten, von einer dicken *Lecanora*-Masse vollständig eingeschlossenen Ring. Aus dem noch nicht ganz bedeckten *Cladina*-Thallus sprossen gewöhnlich schmächtige, etwas gekrümmte *Lecanora*-Aeste hervor, wie sie bei der Varietät *frigida* (Sm.) gewöhnlich vorkommen; sie haben ganz das Aussehen, als wären sie dem *Cladina*-Thallus zugehörige Organe. Sehr ähnliche Thalluszweige habe ich auch aus *Carex*-Stengeln u. d. hervorsprossen gesehen."

Kihlman hat nicht weiter nach dem späteren Schicksal der todten *Cladina*-Hyphen im *Ochrolechia*-Thallus geforscht, lag doch auch seiner Untersuchung diese für uns wichtige, rein physiologische Frage ziemlich fern. Ich habe *Cornicularia aculeata*, die eine theilweise Ueberwachsung durch *Ochrolechia* zeigte, untersucht. *Cornicularia* hat im lebenden, intacten Zustande innen ein lockeres Geflecht dickwandiger, weisser Hyphen, das von einer dicken,

1) Bei *Ochrolechia* habe ich nie ein Pseudoparenchym bemerkt (Bitter).

pseudoparenchymatischen, aussen gebräunten Rinde geschützt wird, aufzuweisen. Die Uebergangspartie lässt die dickwandigen Hyphen des Innern schon nicht mehr erkennen, an ihre Stelle ist ein zunächst noch nicht sehr dichtes Gewirr der viel dünneren *Ochrolechia*-Hyphen getreten. In der nunmehr gleichmässig hellbraunen *Cornicularia*-Rinde kann man an manchen Stellen noch den inneren Hohlraum der Hyphen bemerken, weniger deutlich schon deren äussere Umgrenzung. Die *Ochrolechia*-Hyphen dringen in die augenscheinlich bereits etwas gallertartig gewordene Rinde hinein.

Im Zustande fast völliger Auflösung treffen wir die letzten Reste der ursprünglichen *Cornicularia*-Rinde in Präparaten, die einem stark vorgerückten Stadium entnommen sind. Diese Reste sind nur noch durch ihre hellbraune Farbe in dem weissen, dichtfilzigen Hyphengeflecht der *Ochrolechia* erkennbar; sie bilden bereits keinen zusammenhängenden Ring mehr, sondern nur noch vereinzelte Inseln: wir haben es hier ebenso wie in den früher beschriebenen Fällen mit einem völligen Auflösungsprocess der Hyphen der überwucherten Flechte zu thun. Unter und zwischen diesen letzten Resten der *Cornicularia* bemerken wir Nester der von dem *Ochrolechia*-Pilze bereits bis zu dieser Stelle vorgeschobenen Algen: damit ist der letzte Schritt in der allmählichen Umwandlung des *Cornicularia*- in den *Ochrolechia*-Thallus eingeleitet.

Bei *Cornicularia* und anderen erdbewohnenden Strauchflechten (wie den Cladinen) stirbt bekanntlich im weiteren Verlauf der Entwickelung allmählich die dem Boden zugekehrte Partie des Thallus ab, während die Flechte oben weiter fortwächst. Diesen Umstand hat sich in unserem Falle die *Ochrolechia* zu Nutze gemacht: Die feste Rinde der *Cornicularia* erschwert ihr ein sofortiges, seitliches Eindringen, dagegen ist ihr der Zugang zu dem lockeren Mark durch die bereits abgestorbenen, unteren Theile nicht verwehrt, so dass sie hier zunächst festen Fuss fassen kann, um dann schrittweise zerstörend nach oben hin vorzudringen.

IV. Saprophytische Ausnutzung von Flechtenresten durch andere Lichenen.

1. *Candelaria vitellina* (Ehrh.) Mass.

Candelaria vitellina, eine der verbreitetsten Flechten, die auf allen möglichen Substraten vorkommt, scheint gelegentlich einen nicht unbeträchtlichen Theil ihrer Nahrung auf saprophytischem

Wege zu erwerben. Dieses Verhalten sicher nachzuweisen, ist bei der meist geringen Klarheit des anatomischen Befundes in Betreff dieser Frage natürlich in vielen Fällen unmöglich. Bisweilen gelingt es jedoch, günstige Objecte zu finden, bei denen uns das Mikroskop mit erwünschter Deutlichkeit die Thätigkeit der Flechte in dieser Richtung enthüllt.

Ein Beispiel wird die Sache veranschaulichen. Auf *Zeora sordida* stellt sich nicht gerade selten die *Lecidea intumescens* ein, ein Schmarotzer, der im Anhangs-Capitel: „Parasitische Pilze" der vorliegenden Untersuchungen in seiner Wirksamkeit beschrieben wird. Er schädigt die *Zeora* ausserordentlich, indem er deren Thalluswarzen zum Absterben bringt. Die getödteten Partien fallen später nicht selten aus, und es entstehen so durch den sich radial nach allen Seiten ausbreitenden Parasiten Löcher in der im Uebrigen völlig zusammenhängenden Kruste der *Zeora*. In den auf diese Weise gebildeten Lücken bleiben natürlich fast immer grössere oder kleinere Reste der getödteten Flechtenpartien auch nach dem Ausfallen der betr. Thalluswarzen auf dem an solchen Stellen zu Tage tretenden Gestein zurück. Gerade diese Lücken hat sich *Candelaria* zum Standort gewählt, und sie gedeiht in diesen wie ausgefressen erscheinenden Kratern recht gut. Aber auch auf den *Zeora*-Warzen selbst treten die orangegelben Apothecien der *Candelaria* auf, jedoch nur auf solchen, die bereits durch die parasitische *Lecidea* überwuchert und zu Grunde gerichtet sind. Stets lassen sich auf diesen Warzen neben den Früchten der *Candelaria* auch noch die schwarzen Apothecien des Parasiten nachweisen.

Ausschlaggebend für unsere Beurtheilung dieses Vorkommens der *Candelaria* ist die mikroskopische Untersuchung, da sie den in der todten *Zeora*-Warze gelegenen, basalen Theil des *Candelaria*-Thallus unserem Auge zugänglich macht. Erleichtert wird die Unterscheidung des zur *Zeora* gehörigen Gewebes von dem Hyphengeflecht der *Candelaria* dadurch, dass diese rein weisse, jene durch die Einwirkung des Pilzes gebräunte Hyphen besitzt. Die Hyphen der *Zeora* sind auch dicker als die von *Candelaria*, wegen ihres beginnenden Zerfalles aber haben sie weniger scharf ausgeprägte Contouren als im gesunden, lebenden Zustande, so dass dies Diagnosticum nicht so gut verwendbar ist.

Die weissen *Candelaria*-Hyphen haben an verschiedenen Stellen ein dichtes Geflecht innerhalb der *Zeora*-Warze gebildet. Es sind

ziemlich grosse Stücke des gebräunten *Zeora*-Gewebes durch die hereingedrungene *Candelaria* derart ersetzt worden, dass nur noch winzige Reste der abgestorbenen Flechte innerhalb solcher mit den aussen allein hervortretenden Apothecien in Verbindung stehender Thalluspartien zu entdecken sind. Diese Ausbreitung der *Candelaria* innerhalb der abgestorbenen *Zeora* scheint mir den Beweis dafür zu bringen, dass sie Nährstoffe aus diesem zerfallenden Flechtenkörper bezieht. Andererseits steht es fest, dass sie selbst unfähig ist, die lebende *Zeora* anzugreifen. Die parasitische *Lecidea intumescens* vernichtet zuerst ihre Wirthspflanze, die *Zeora*, erst später stellt sich *Candelaria* auf der getödteten Flechte ein, die in diesem Zustande einen guten Nährboden für sie bildet. Wie nun aber im Einzelnen der Zerfall der *Zeora*-Hyphen und die Nahrungsaufnahme seitens der *Candelaria* stattfindet, das entzieht sich naturgemäss der genaueren Beurtheilung. Es ist nicht unmöglich, dass *Candelaria* selbst durch Abscheidung irgend welcher Stoffe zur Aufschliessung ihres Substrates beiträgt. Das Dunkel, das über den Einzelheiten dieser Processe lagert, wird sich auch bei wiederholter Untersuchung kaum lichten.

Dass *Candelaria* sich niemals selbst gegen lebende Flechten aggressiv verhält, erscheint mir, wie gesagt, ausgemacht; hingegen konnte ich bemerken, dass sie durch jugendliche *Zeora*-Krusten, die aus den vom Parasiten unversehrt gelassenen Theilen des *Zeora*-Thallus entsprossen waren, überwachsen wurde. Bei der geringen Thallus-Entwickelung der *Candelaria* und bei dem uns bereits bekannten Verhalten der *Zeora* gegenüber anderen, mit ihr zusammenstossenden Lichenen war das vorauszusagen.

2. *Lecanora polytropa* (Ehrh.).

Die Flechte wurde auf verschiedenen anderen wachsend angetroffen. Zunächst sei kurz darauf hingewiesen, dass sie sich bisweilen ähnlich wie *Candelaria vitellina* auf *Zeora sordida* ansiedelt, die durch *Lecidea intumescens* zerstört ist. Die übrig gebliebenen, gebräunten Reste der *Zeora* werden von den weissen *Lecanora*-Hyphen nach allen Richtungen hin durchzogen (Fig. 7, p. 94). Diese Wachsthumsart lässt mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit darauf schliessen, dass unsere *Lecanora* in diesem Falle einen Theil ihrer Nahrung auf saprophytischem Wege gewinnt.

Andererseits habe ich sie, allerdings in weniger üppiger Entwickelung, auch auf nacktem Gestein bemerkt. Endlich wurde sie nicht selten mitten auf den Krusten von *Rhizocarpon geographicum* angetroffen. Nach ihrem Verhalten in diesem und ähnlichen Fällen ist es wahrscheinlich, dass sie, ähnlich wie *Zeora sordida*, nur wohl bei Weitem nicht so energisch, anderen Flechten im Laufe der Zeit den Platz wegnimmt und die Reste dieser Nachbarn für den eigenen Aufbau verwerthet.

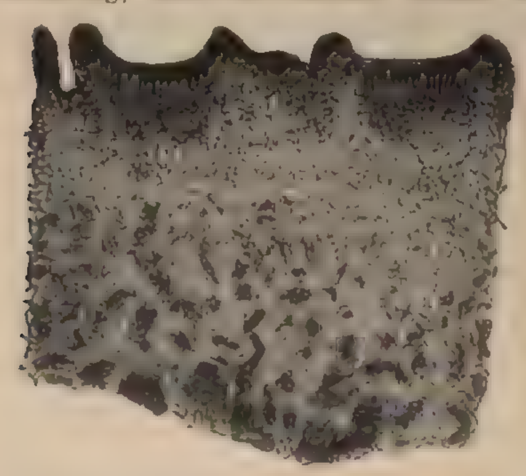


Fig. 7.
Lecanora polytropa in *Zeora sordida* wuchernd, die durch *Lecidea intumescens* zerstört worden war.

3. *Biatora quernea* (Dicks.) Fr.

Diese in unseren Wäldern verbreitete Flechte ist durch die gelblichgrüne Farbe ihres dem unbewaffneten Auge mit kleinen Körnchen besät erscheinenden Thallus unverkennbar, auch ohne die nicht immer auftretenden, braunen Apothecien. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, dass die Körnchen von Hyphen durchsponnene Gonidienhaufen darstellen. Jeder von ihnen verdankt vielleicht einer einzigen Algenzelle seinen Ursprung, bei deren allmählicher Theilung in eine grössere Zahl von Tochterzellen die Pilzhyphen sich zwischen die Theilproducte einschieben und so den locker dem Substrat anliegenden Haufen zu einem festen Knäuel umwandeln, wie es ja auch von anderen Flechten bekannt ist[1]).

Der Rand der *Biatora quernea* ist makroskopisch wenig deutlich; dort, wo sie frei auf unbewachsener Rinde endet, sieht

1) Ein ähnliches Bild liefern die leprösen Thallus-Auflösungen von *Phlyctis argena* Krb. Ein Unterschied zwischen beiden ist aber entwickelungsgeschichtlich insofern zu bemerken, als bei *Phlyctis* erst nach Verlust der Corticalschicht an der betreffenden Stelle diese Ausbildung auftritt, bei *Biatora quernea* dagegen nie eine feste Rinde gebildet wird.

man die Baumrinde durch die locker aufliegenden Haufen, welche sich weiter nach dem Centrum des Thallus hin zu einer dichten Kruste zusammenschliessen, hervorschimmern, die äussersten stehen ganz isolirt. Auf Flächenschnitten bemerken wir allerdings eine Ausbreitung der Randhyphen noch ohne die später ihnen aufliegenden, soredienähnlichen Kügelchen. (Die auch am ausgebildeten Thallus auffallende, geringe Dicke entspricht dem dünnen Rande, den erst das Mikroskop erkennen lässt.) An glatten Rinden, z. B. an Eschen, ist es, bisweilen wenigstens, möglich, die Anwesenheit der Randhyphen schon makroskopisch zu erschliessen, da an frei auf der Rinde endenden Säumen ein heller Hof vor dem Thallus erscheint, der die Baumrinde, welche durch die Pilzhyphen von auflagernden Verunreinigungen verschiedener Art befreit ist, hervortreten lässt.

Im Anschluss an die Beschreibung des Randes sei noch kurz der Thätigkeit dieser Flechte gegenüber dem Periderm gedacht! Ein tieferes Eindringen ist dem ziemlich dünnen Thallus natürlich versagt, jedoch ist er im Stande, die obersten Peridermlagen abzuspalten. Besonders instructiv war das Bild, welches Querschnitte durch das mit der *Biatora* besetzte Periderm einer Esche darboten. Zwischen den einzelnen, von Hyphen umsponnenen Algenhaufen waren fast regelmässig Peridermlamellen, schräg oder selbst fast senkrecht aufgerichtet, eingekeilt: wir müssen annehmen, dass bei der Ausbildung der soredienartigen, den Thallus bedeckenden Kügelchen diese Aufrichtung der bereits vorher abgesprengten Lamellen erfolgt.

In dieser Flechte lernte ich einen der augenfälligsten Ueberwucherer fremder, alternder Lichenen-Krusten kennen. Die eigenthümlich mehlig-staubige Ausbildung ihres Thallus befähigt die *Biatora*, benachbarte Krusten in eigenartiger Weise allmählich völlig zu überwachsen, wobei jedoch, wie wir gleich sehen werden, die Widerstandslosigkeit dieser Thalli als Voraussetzung zu gelten hat.

Es empfiehlt sich, zunächst ein Bild von dem Verhalten der Flechte zu entwerfen, wie es sich auf den mit einer Reihe anderer Kryoblasten bewachsenen Rinden und Borken zeigt: Innerhalb der oft weit ausgedehnten, gleichmässig grünen Kruste der *Biatora* treten mehr oder weniger runde, oft von einem dicken, schwarzen Saum umgebene Inseln anderer Flechtenarten von sehr verschiedener Grösse auf. Manchmal sind z. B. kleine Stücke von ansehnlicheren Thalluscomplexen, zu denen sie nach den ganzen Lage-

verhältnissen als Theile eines einzigen Individuums früher augenscheinlich gehört haben, durch Streifen der *Biatora* getrennt. Ueberhaupt machen die fremden Krusten oft den Eindruck, als hätten sie in einer früheren Lebensperiode eine grössere Ausdehnung besessen, und man wird wohl meistens das Richtige treffen, wenn man in diesem oder jenem Falle annimmt, dass kleine Inselchen einer Flechte, die durch ziemlich ansehnliche *Biatora*-Partien von dem nächsten Thallus ihrer Art getrennt sind, ursprünglich mit diesem zusammengehangen haben.

Lecanora subfusca eignet sich wegen ihrer weissgrauen Thallusfarbe gut zum Studium der Invasionen der *Biatora quercea* in ihr Areal. In einem bestimmten, mir vorliegenden Falle ist ein Theil des *Lecanora*-Randes von der benachbarten *Biatora* durch einen scharf gezeichneten, schwarzen Saum geschieden, an anderen Stellen aber sind die Grenzen beider Lichenen stark verwischt: die schwarze Umsäumung der *Lecanora* schimmert nur noch undeutlich unter dem grünlichen *Biatora*-Staube hervor, der, seinerseits dichter und dichter werdend, die darunter befindliche *Lecanora* bald völlig verdeckt. Aber auch mitten auf dem Thallus der *Lecanora* selbst zeigen sich *Biatora*-Anflüge, die sich in gleicher Weise allmählich vergrössern.

Es ist wohl möglich, dass diese Flechte wegen ihres staubig-krümeligen Thallus ihre Ausbreitung theilweise dem an den Baumstämmen herabrinnenden Regenwasser verdankt, es mögen sich aber auch kleine Thiere bisweilen mit einzelnen, zum Aufbau neuer Thalli geeigneten Thallusstäubchen beladen und dieselben auf ihrer Wanderung abstreifen.

Die genauere, mikroskopische Untersuchung der Ueberwucherungsthätigkeit von *Biatora quercea* stiess auf grössere Schwierigkeiten, als wir sie sonst bei anderen Lichenen antreffen, was hauptsächlich in dem lockeren Thallus-Aufbau dieser Flechte und in ihrem eigenartigen Verhalten anderen Kryoblasten gegenüber begründet ist. Verleitet durch meine Erfahrungen an anderen Lichenen, nahm ich zuerst auch für diese *Biatora* eine selbstständige Vernichtungsthätigkeit derart an, dass ich ihr einen ansehnlichen, schädigenden Einfluss auf benachbarte Flechten zuschrieb. Liess sich doch, wie erwähnt, schon mit unbewaffnetem Auge erkennen, dass diese bisweilen von dem *Biatora*-Staube überzogen waren. Ihre Ueberwucherung ist jedoch offenbar secundärer Natur. Das primäre ist die Disposition der Nachbarflechte. Kränkelt diese,

so vermag die *Biatora* sich über sie auszubreiten. Sie dringt dann in das Mycel der untergehenden Flechte ein, durchsetzt dasselbe mit ihren Hyphen und entnimmt demselben offenbar Nährstoffe. Activ vorzudringen ist sie nicht im Stande, von den Pertusariaceen wird sie sogar wie andere Flechten überwuchert, selbst die hypophloeodische *Pertusaria leioplaca* bringt den Rand der *Biatora* zum Absterben. *Biatora quernea* spielt demnach die Rolle eines Todtengräbers unter den baumbewohnenden Krustenflechten, womit natürlich keineswegs behauptet wird, dass sie nicht auch selbstständig auf der nackten Rinde zu leben vermöge. Ueberhaupt ist ja die ganze in diesem Capitel behandelte Gruppe durchaus befähigt, auf Holz und Rinde, ja selbst auf Stein, unabhängig von jeder organischen Nahrung, zu vegetiren. Die Ausnutzung organischer Substrate für den eigenen Aufbau hat ganz den Charakter des Gelegentlichen.

V. Verdrängung von Flechten durch ihre hypophloeodischen Nachbarn.

1. *Graphis scripta.*

a) In ihrem Verhalten gegen *Zwackhia involuta* (Wallr.) Krb. *(Opegrapha viridis* Pers.)

Zwackhia involuta ist eines der schönsten Beispiele aus jener Gruppe von Kryoblasten, die weder gegen Epi- noch gegen Hypophloeoden ihren Platz zu behaupten vermögen. Es war mir vergönnt, aus einer dem Untergange geweihten Eschenwaldung im Oldenburgischen, dem Neehagen bei Helle, kurz vor dem Fällen der Bäume ausgezeichnetes Material von dieser Flechte zu gewinnen. Sie wuchs dort mit einer ganzen Anzahl von Lichenen zusammen. Besonders instructiv sind die Rindenstücke, auf denen sie ausgedehnte Flächen in zusammenhängender Kruste bedeckt. Ueberall in diesen Flächen finden wir verschieden grosse Thalli anderer Flechten eingestreut, aus deren äusseren Umrissen sich schon mit Sicherheit ergiebt, dass *Zwackhia* ihrer Ausbreitung keinen Widerstand entgegenzusetzen vermag: sie haben die Form der liegenden Ellipsen, die sie stets auf glatter, unbewachsener Rinde in Folge des Dickenwachsthums der Bäume annehmen.

Graphis scripta eignet sich besonders gut zum Studium dieser Frage. Verschiedentlich bemerkte ich auf dem Rand dieser Flechte

die kleinen *Zwackhia*-Lirellen, die, ihres Thallus beraubt, von der ziemlich schnellwüchsigen *Graphis* emporgehoben waren. Wegen der Eigenthümlichkeit der Hypophloeoden, eine Glättung der Rindenoberfläche, unter der sie vegetiren, zu bewirken, kommt es bald zur Abstossung dieser *Zwackhia*-Reste.

b) *Graphis scripta* zusammen mit *Verrucaria chlorotica* Ach. f. *corticicola* Nyl.

An jungen Ahornstämmen in einer Waldung fand ich Thalli der *Graphis scripta* in verschiedenen Altersstadien, manche sehr jugendliche noch ohne Lirellen, einige noch nicht einen Millimeter im Durchmesser. In Gesellschaft der *Graphis* trat auch *Pyrenula nitida* in derselben Mannigfaltigkeit der Entwickelungszustände an dieser Rinde auf; beide Flechten waren schon in noch sehr winzigen, jugendlichen Thalli durch ihre verschiedene Farbe gut von einander zu unterscheiden. Im Folgenden soll nur noch von *Graphis* gesprochen werden, indem ich im Voraus bemerke, dass *Pyrenula* sich ihr in der hier in Betracht kommenden Erscheinung durchaus ähnlich verhält.

Die Baumrinde zwischen allen Exemplaren der *Graphis* ist gleichmässig mit einer braunen Kruste überzogen, die in der Farbe fast genau mit *Chroolepus umbrinum* übereinstimmt. Die glänzendschwarzen, auf dieser Kruste entspringenden Perithecien gehören der *Verrucaria chlorotica* f. *corticicola* an.

Schon der Lupenbefund klärt uns über das Verhalten der *Graphis* gegenüber der *Verrucaria* auf: wir sehen die Individuen der erstgenannten Flechte sich in runden Formen unbehindert ausbreiten; die nahe dem Rande der etwas grösseren Exemplare entwickelten Lirellen sind fast regelmässig kürzer als die mehr in der Mitte gelegenen: es ergiebt sich daraus die centrifugale Ausdehnung des jugendlichen Thallusrandes. Wichtig für unsere Auffassung, dass die *Verrucaria* durch die grösser werdende *Graphis* allmählich von ihrem Platze verdrängt wird, ist ferner der Nachweis, dass sich auf den Randpartien verschiedener *Graphis*-Individuen oft in grösserer Zahl *Verrucaria*-Perithecien vorfinden, die, isolirt auf dem hellgrünlichgrauen *Graphis*-Thallus, äusserlich schärfer hervortreten als wenn sie auf der durch *Trentepohlia* braun gefärbten Kruste sitzen.

Das Mikroskop macht uns dieses Vorkommen der *Verrucaria*-Früchte auf der *Graphis* verständlich. Die Perithecien der *Verrucaria* entstehen auf einem Mycel, das aus lockeren, perlschnurförmig gegliederten Hyphen von bräunlichgrauer Farbe gebildet wird. Zwischen diesen sieht man auf Flächenschnitten *Trentepohlia* als Fäden oder als einzelne Zellen. Das augenscheinlich üppige Wachsthum und das dadurch bedingte, dicht gedrängte Vorkommen der Alge im Bereich der von der *Verrucaria* besetzten Rindenflächen deutet auf eine geringe Inanspruchnahme der Alge seitens des Flechtenpilzes hin.

Anders verhält es sich mit der auf denselben Flächenschnitten ebenfalls vorhandenen *Graphis*. Hier scheint der Pilz eines grösseren Antheils an der von der Alge durch den Assimilationsprocess gewonnenen, organischen Substanz zu benöthigen. Die *Trentepohlia*-Zellen bleiben daher etwas kleiner und vermehren sich weniger üppig. Die weissen Hyphen der *Graphis*, welche im Gegensatz zu denen der *Verrucaria* einen geschlossenen Thallus bilden, sind durch ihr hypophloeodisches Wachsthum befähigt, am Rande ihr Gebiet allmählich auch über das dem Thallus nächst benachbarte Rindenareal, das von den zwischen *Trentepohlia* wachsenden, locker geflochtenen *Verrucaria*-Hyphen bewohnt ist, auszudehnen. Die ihnen begegnenden, ebenfalls theilweise hypophloeodischen *Trentepohlia*-Fäden werden mit in den *Graphis*-Thallus herübergenommen, diesem aber in festerem Verbande einverleibt[1]) als es bei der *Verrucaria* der Fall war. Zu ausgeprägten Abgrenzungssäumen kommt es beim Zusammentreffen der beiden Flechten nicht, selbst geringere Veränderungen in der Form der Hyphen waren nicht zu bemerken.

2. *Pyrenula nitida* Weig.

Pyrenula nitida kann, wie schon aus ihrem Vorkommen auf verschiedenen Bäumen hervorgeht, mit einer Reihe anderer Lichenen in nachbarliche Berührung kommen. Es ist nach ihrer eigenartigen, ausgeprägt hypophloeodischen Lebensweise schon von vornherein

---

1) Damit ist natürlich nur ein intensiveres Durch- und Umwachsen der Algenklumpen seitens der Hyphen gemeint, von einer innigeren Vereinigung mit den Algenzellen durch Haftscheiben habe ich ebenso wenig wie Lindau (l. c., p. 44) etwas bemerken können.

zu vermuthen, dass sie sich bei solchen Begegnungen anders verhält wie die Epiphloeoden mit ihrem zum grössten Theil ausserhalb des Periderms befindlichen, nur in dessen oberflächlichste Schichten eindringenden Thallus. Und so ist es denn auch wirklich. Flechten, mit denen *Pyrenula* häufig vergesellschaftet vorkommt, sind *Lecanora subfusca* und *Graphis scripta*: beide sind, wenigstens in älteren Stadien, fast in gleicher Weise epiphloeodisch (nur in der Jugend ist *Graphis* mehr hypophloeodisch). Das Verhalten der *Pyrenula* jeder von ihnen gegenüber ist ein so gleichartiges, dass ich mich auf die Beschreibung des einen Falles, des Zusammentreffens mit *Lecanora subfusca*, als auch für *Graphis* zutreffend, beschränken kann (Fig. 8).

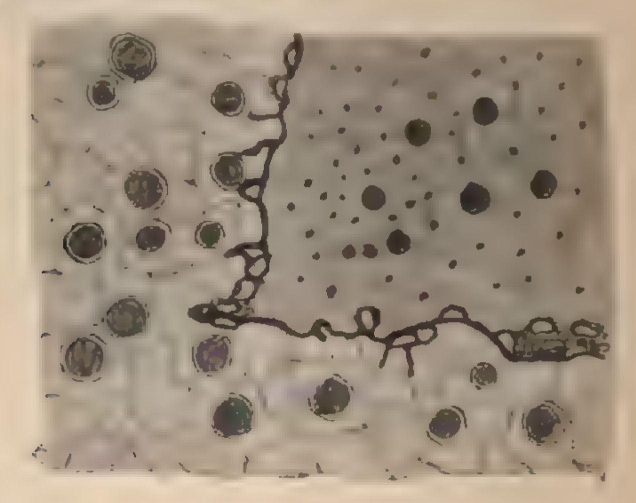


Fig. 8.
Lecanora subfusca wird durch *Pyrenula nitida* mittelst hypophloeodischer Untergrabung von ihrem Platz verdrängt.

Schon die Lupenvergrösserung lässt manchmal an der Grenze zwischen beiden Flechten ein merkwürdiges Bild erkennen. Wenn auch in den früher beschriebenen Fällen die schwarzen Abgrenzungssäume verschiedener Thalli fast nirgends eine gerade Linie darstellen, sondern in einem unregelmässigen Zickzack verlaufen, so haben wir es dort doch immer mit einem einheitlichen, fast überall gleich breit bleibenden Saum zu thun; — anders ist es hier: der glatte, etwas glänzende, braune *Pyrenula*-Thallus springt verschiedentlich weiter in die graue *Lecanora*-Kruste hinein, von der kleinere Partien abgetrennt sind und in Form von schwarz um-

randeten Inselchen innerhalb der *Pyrenula* liegen. Dieser Abspaltungsprocess setzt sich allmählich immer weiter in den *Lecanora*-Thallus hinein fort, der daher — um einen geographischen Vergleich heranzuziehen — an seinem Rande einer stark zerrissenen Meeresküste nicht unähnlich sieht.

Aus dieser ganzen Beschreibung, besonders aus dem zuletzt gebrauchten Vergleich, geht hervor, dass es sich um ein allmähliches Terraingewinnen seitens der *Pyrenula* handelt, indem von dem *Lecanora*-Rande Stück für Stück verloren geht.

Die mikroskopische Prüfung unterstützt das makroskopisch gewonnene Ergebniss. Auf günstigen Querschnitten durch die Randzone bemerkt man unterhalb der *Lecanora* eine schwarzbraune, breite Linie, die nach dem äusserlich sichtbaren *Pyrenula*-Thallus hin emporsteigt und als schwarzer Grenzsaum zwischen den beiden Nachbarn endigt. Wie gewöhnlich, so ist es auch in diesem Falle äusserst schwierig, die Zugehörigkeit der betreffenden gebräunten Hyphen zu der einen oder andern Flechte mit Sicherheit anzugeben. Zwischen den Peridermlagen, unterhalb dieser Abgrenzungszone, die in ihrem Hauptverlaufe nur wenig geneigt zur Rindenoberfläche streicht, lassen sich nun deutlich die weissen *Pyrenula*-Hyphen in ihrer stark hypophloeodischen Thätigkeit bemerken, wie sie zwischen die Peridermlamellen auf grosse Strecken hin aufsprengend vorgedrungen sind (siehe die Beschreibung und die Zeichnungen Lindau's, besonders Taf. II, Fig. 3—5). Rein weisse Hyphen, die sicher der *Pyrenula* angehören, lassen sich direct unter der braunen Grenzzone nachweisen. In den tiefer gelegenen Spalten, welche den *Pyrenula*-Hyphen ihren Ursprung verdanken, sind diese ebenfalls, wie nicht anders zu erwarten, in einem durchaus intacten, lebenskräftigen Zustande; bald bilden sie schon ein dichteres Gewirr an Stellen, die durch das stete Aussprossen und Wachsthum bereits vorhandener und das Vordringen anderer, früher weiter zurückliegender Hyphen schon stärker erweitert sind; bald treten sie als nur einzelne Fäden auf in Spalten, die erst verhältnissmässig jugendlichen Ursprunges sind.

Das Verhalten der beiden Flechten zu einander kann man sich etwa folgendermassen vorstellen: Bei ihrem Zusammentreffen bilden sie beide den gewöhnlichen Abgrenzungssaum nahe der Rindenoberfläche. Dieser setzt sich, da *Pyrenula* sich die unterhalb der Randpartien von *Lecanora* gelegenen Peridermschichten in der beschriebenen Weise für ihre Ausbreitung nutzbar macht,

auch unterhalb der *Lecanora* fort, der auf diese Weise die Möglichkeit zum Tiefereindringen bei der oberflächlich allmählich zunehmenden Abnutzung ihrer Rinde genommen wird. So geht im Laufe der Zeit ein Stück des Thallus-Randes der *Lecanora* nach dem andern zu Grunde. Das makroskopische Bild, von dem unsere Betrachtung ausging, findet also durch den mikroskopischen Befund erst seine befriedigende Erklärung.

Diese Untergrabung anderer Lichenen scheint mir, wenigstens theilweise, die Ursache für die oft recht ansehnliche, durch Krusten anderer Arten kaum gehemmte Ausbreitung der *Pyrenula* an älteren Buchenstämmen zu sein. Für diese Auffassung sprechen besonders jene Reste anderer Flechten, die in der oben beschriebenen Weise durch kümmerliches Aussehen ebenso wie durch ihre zwischen den ziemlich gleichmässig ausgebreiteten *Pyrenula*-Individuen eingekeilte Lage ihr zukünftiges völliges Verschwinden deutlich voraussehen lassen.

Zum Schluss möchte ich noch bemerken, dass auch dieser Verdrängungsprocess, wie so mancher andere im Reiche der Flechten, sehr langsam fortschreiten wird. *Trentepohlia* dringt natürlich erst dann in die dem äusserlich sichtbaren *Pyrenula*-Rande zunächst gelegenen Theile vor, wenn durch die Abschülferung der benachbarten Flechte für sie die Beleuchtungsbedingungen günstig genug sind.

Opegrapha cinerea (Chev.) Nyl. und *O. rufescens* (Pers.) Nyl sah ich in verschiedenen oldenburgischen Eschenwaldungen gegenüber ihren mehr epiphloeodischen Nachbarn in ähnlicher Weise sich bethätigen wie *Pyrenula* in dem dargestellten Falle, auch im anatomischen Verhalten herrscht ziemliche Uebereinstimmung.

VI. Parasitische Pilze, die irrthümlich für Flechten gehalten worden sind.

Trotzdem sie nicht in den engeren Rahmen unserer Studien hineingehoren, seien hier doch zwei parasitische Organismen behandelt, die durch die eigenthümlichen Veränderungen, welche sie auf den ihnen als Wirthe dienenden Flechten hervorrufen, verschiedentlich die Forscher über ihre wahre Natur getäuscht oder mindestens im Zweifel gelassen haben.

1. *Karschia scabrosa* (Ach.) Rehm (*Buellia scabrosa* Krb.).

Die meistens auf Erde lebende Flechte *Sphyridium byssoides* (L.) Th. Fr. wird in manchen Gegenden Deutschlands von einem pilzlichen Parasiten befallen, der die graugrüne Farbe ihrer Thalluswarzen in ein ziemlich intensives Gelb umwandelt, wodurch man leicht zu dem Glauben veranlasst werden kann, dem Parasiten sei ein eigener Thallus von gelber Farbe zuzuschreiben. So hat denn auch noch Flotow in seiner Monographie[1]) über diesen Gegenstand die Sache dargestellt, und Koerber[2]) ist ihm darin gefolgt. Erst Deichmann-Branth[3]) machte darauf aufmerksam, dass es nur der Thallus des *Sphyridium* selbst sei, der durch die Einwirkung des Parasiten eine auffällige Farbenänderung erfahre. Th. M. Fries[4]) hat die gleiche Ansicht ausgesprochen und Andere[5]) haben sich ihm darin angeschlossen.

In der That lassen sich auf Querschnitten durch das Grenzgebiet der graugrünen und der gelben Thalluswarzen keine Grenzen zwischen zwei heterogenen Thallis finden, nirgends bemerkt man ein Ueberwuchern oder Verdrängen einer Flechte durch die andere; ja, das mikroskopische Bild gestattet sogar überhaupt nicht, auch

1) *Lecidea scabrosa* Ach. Meth. in ihrem Verhältnisse zu *Lecidea flavovirescens* Borr. (*L. citrinella* Ach.) und *Lecidea Draparnaldii* Gratel. (sub *Placodio*) (*L. flavovirescens* Flörke, Fries, *L. sphaerica* Schaer.).

2) Systema lichenum, p. 227.

3) Branth og Rostrup, Lichenes Daniae eller Danmarks Laver (Kjöbenhavn 1869), p. 112: „Ovenstaaende Beskrivelse er efter den sædvanlige Anskuelse, at Planten har et eget Løv. Dette er imidlertid neppe Tilfældet, hvorimod Løvet af *Sphyridium byssoides*, paa hvilket Frugterne findes, ved denne Parasits Nærvaerelse affarves, saaledes at det bliver brungraat, rødlig graat, lys graat, gulgraat eller rent gult. Dette Løv adskiller sig i Form og Bygning ikke i mindste Maade fra *Sphyridium byssoides*, men kun ved Farven, som gaaer umærkeligt over til den sædvanlige.“

4) Lich. Scand. I, p. 586, Obs. 2: „Omnes crusta ideoque gonidiis omnino carentes ad Discomycetes esse referendas, patet ex iis, quae p. 2 attulimus. Inter quas est vero una alterave, quae plantae nutrientis thallum adeo mutavit, ut ipsa videatur proprio praedita thallo. Qualis est *Lecidea scabrosa* Ach., supra crustam *Sphyridii byssoidis* ac *placophylli* vigens maculasque citrinas, virescenti-luteas, caesio-cinerascentes vel albidas (β. *cinerascens* Th. Fr.) efficiens. Quarum macularum veram naturam primus suspicatus est amic. J. D. Branth (Br. et Rostr. Dan., p. 112). Accuratius microscopio institutum studium abunde suadet, gonidia inclusa ad *Sphyridium* pertinere epithallumque a plantula parasitante colore primario esse orbatum aliove modo coloratum.“

5) Rehm, Die Pilze (Rabenhorst's Kryptogamen-Flora v. Deutschland, Oesterreich u. der Schweiz, I, III).

anatomische Differenzen zwischen den graugrünen und den gelben Warzen zu erkennen. Zeigten nicht die schwarzen Apothecien des Parasiten die Seite an, wo die makroskopisch gelbgefärbten Warzen des *Sphyridium* liegen, so würde man eines Anhaltes über ihr Vorhandensein auf dieser oder jener Seite des betreffenden Präparates vollständig ermangeln.

2. *Lecidea intumescens* (Fw.) Nyl.

Grössere Schwierigkeiten als die schon von früheren Autoren in ihrer Wirksamkeit richtig erkannte *Karschia scabrosa* hat mir die Untersuchung von *Lecidea intumescens* bereitet. Diese Pflanze ist bisher von sämmtlichen Lichenologen den Flechten zugesellt worden. Sie lebt parasitisch auf dem Thallus von *Zeora sordida* (nach Einigen auch auf *Zeora sulphurea*), wo sie eigenartige Erscheinungen hervorruft.

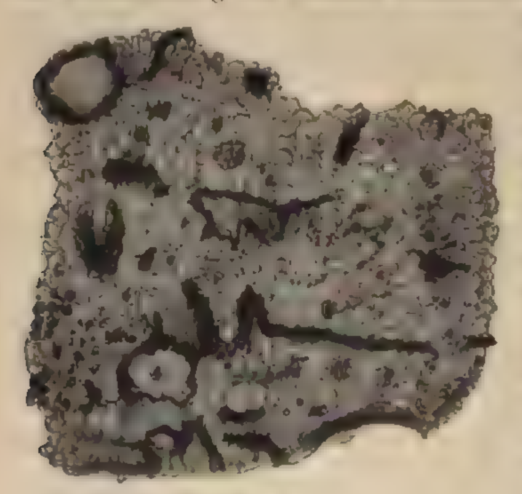


Fig. 9.
Zeora sordida von *Lecidea intumescens* befallen. In der Mitte der grossen Flecken tritt durch Ausfallen der todten *Zeora*-Warzen das nackte Gestein zu Tage. Theilweise hat *Zeora* das verlorene Gebiet durch abermaliges Auswachsen zurückgewonnen (unten rechts). Auf derselben Seite oben und in der Mitte der Figur sind auf dem *Zeora*-Thallus drei junge Auswüchse zu bemerken (siehe Capitel VII, 2 dieser Arbeit).

An den Stellen, an denen sie sich angesiedelt hat, entstehen schwarze Flecke auf der *Zeora sordida* (Fig. 9), die im Laufe der Zeit grösser werden, indem zugleich die inneren, unter den vom Parasiten bewohnten Warzen bisweilen herausfallen. Besonders geschieht dies dann, wenn die Warzen durch eine lange Lebensthätigkeit eine bedeutende Höhe erreicht haben (siehe das Capitel: „Ueber epithallinische Aussprossungen bei Krustenflechten“ in dieser Arbeit. p. 113 ff., wo der Aufbau der *Zeora* genauer geschildert wird). Durch eine solche Loslösung einzelner Theile aus dem mosaikartigen Zusammenhang der Thalluswarzen entstehen kraterförmige Lücken. Unterdessen hat der Pilz bereits weitere Theile der *Zeora*

angegriffen, die ausserhalb der früher von ihm besetzten Warzen liegen. Sind die Thalluswarzen noch jünger und niedriger, so bleiben sie auch im Innern der befallenen Partien erhalten und es können so ausgedehnte, dunkle Flecke auf dem zusammenhängenden *Zeora*-Thallus entstehen.

Das Mycel des Schmarotzers ist ein strahlenförmig sich ausbreitendes Geflecht aus dunklen Hyphen: diese stellen das „schwarze Vorlager" der Systematiker dar. Der unserem Pilze zugeschriebene Thallus von „hirschbrauner Farbe" gehört jedoch meines Erachtens der *Zeora* an. Diese Thatsache wurde durch langwierige Studien erkannt.

Durch die Ueberwachsung seitens des „schwarzen Vorlagers" des Parasiten wird *Zeora* stark geschädigt, indem die Gonidien vernichtet werden (Fig. 10). Der *Zeora*-Pilz scheint, wenigstens nach den auf Querschnitten hervortretenden äusseren Kennzeichen, nicht so sehr angegriffen zu werden. Zu bemerken ist noch, dass der „Hypothallus" des Parasiten sich nur auf der Oberfläche der *Zeora*, ihr allerdings fest angeschmiegt, ausbreitet, niemals tiefer in die Flechte eindringt. Immerhin muss sein Einfluss bis zu den Gonidien herabreichen, so dass diese von ihm getödtet werden können; nirgends wurden jedoch Rhizinen oder sonstige in den Flechtenthallus sich einsenkende Pilzhyphen bemerkt.

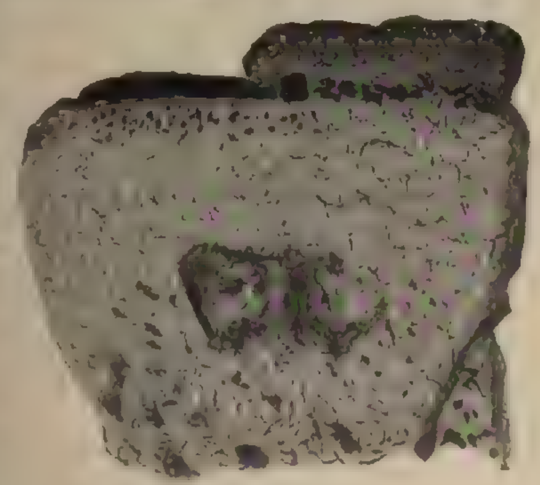


Fig. 10.
Querschnitt durch eine *Zeora*-Warze. Beginn der Ueberwucherung durch *Lecidea intumescens*. Die Gonidien unter dem schwarzen „Protothallus" des Pilzes abgestorben, ganz links noch unversehrt; ein neuer *Zeora*-Lappen den Pilz überdeckend, letzterer hat schon eine Apothecienanlage gebildet in Form eines dunkeln Klumpens.

Die Ausbreitung des Pilzmycels auf den *Zeora*-Warzen ist eine ungleichmässige, hier und da bleiben Theile der Flechte von der Ueberwucherung verschont, sie enthalten dann auch noch lebende Gonidien. Es folgt nun ein Auswachsen solcher noch gesund gebliebener Partien der Warze zu kleinen Thalluslappen, die mehr

oder minder blasig anschwellen: daher der für diesen vermeintlichen Thallus des Pilzes gewählte Artname „*intumescens*". Bisweilen legen sie sich etwas über den Pilz herüber, so dass die dunklen Hyphen desselben und seine Apothecienanfänge manchmal ober- und unterseits vom *Zeora*-Gewebe eingeschlossen erscheinen. Die neuen Lappen sind besonders reich mit Gonidien versehen, die oft durch ihre mehrfach zu beobachtenden Theilungen ein besonders intensives Wachsthum kundgeben.. Dass diese oberen Theile wirklich der *Zeora* angehören, beweist der organische Zusammenhang mit den unteren Theilen der Flechte; auf günstigen Querschnitten durch die erkrankten Warzen ist das hernienartige Hervordrängen dieser Lappen deutlich zu constatiren; die farblosen Hyphen lassen sich aus dem unteren, ursprünglichen Theil der *Zeora* in die Lappen hinein verfolgen (Fig. 10). In anderen Fällen ist das Hervortreten dieser oberflächlich braunen, kleinen Warzen über die ursprüngliche Höhe der betreffenden grossen, alten *Zeora*-Warze weniger erheblich. Die Hyphen sind immer ebenso dick wie die gewöhnlichen vegetativen Thallushyphen der *Zeora*. Auch die Art des Thallus-Aufbaues dieser makroskopisch braun gefärbten Lappen ist der gewöhnlichen von *Zeora sordida* entsprechend. Die oft etwas grössere Dicke ihrer Gonidienschicht ist aus der geringen Ausdehnung dieser kleinen secundären Warzen erklärlich. Die Rinde ist meist noch etwas dünner als bei den alten, ausgewachsenen *Zeora*-Warzen, die schon einen langen Rindenbildungsprocess in der bekannten Art des Absterbens der äussersten Hyphen und Gonidien hinter sich haben. Einen allerdings sehr schwachen Unterschied der Farbe der beiderlei Rinden habe ich auch mikroskopisch wahrnehmen können. Die braune Färbung dieser kleinen epithallinischen Warzen denke ich mir auf ähnliche Weise entstanden wie das Gelb der von *Karschia scabrosa* befallenen Theile des *Sphyridium byssoides*. Hier wie dort wird die Wirthsflechte durch die Einwirkung des parasitischen Pilzes zur Entwickelung gewisser Stoffe veranlasst, welche die vom gesunden Zustande abweichende Farbe des Thallus veranlassen. Welcherlei Processe sich dabei im Einzelnen abspielen, bleibt uns völlig dunkel.

Zwischen oder auch unterhalb der kleinen Warzen bilden sich die schwarzen Apothecien des Parasiten, die von dem auf dem Querschnitte nur wenig hervortretenden, vorher beschriebenen „Hypothallus" ihren Ursprung nehmen (Fig. 10—12). Der auf manchen Schnitten auffallende, enge Zusammenhang zwischen dem

weissen Gewebe der *Zeora*-Lappen und dem dunklen Hypothecium der Parasiten-Apothecien darf uns nicht stutzig machen; brauche ich doch kaum besonders hervorzuheben, dass diese Erscheinung bei vielen unbestritten pilzlichen Flechtenparasiten wiederkehrt.

Da es bei der Schwierigkeit der Untersuchung des vorliegenden Falles nicht unwahrscheinlich ist, dass sich gegen meine Behauptung, *Lecidea intumescens* sei keine Flechte, sondern bloss ein parasitischer Pilz, Widerspruch erhebt, so will ich hier noch einige Beobachtungen anführen, die geeignet sind, meine Angaben noch sicherer zu stellen.



Fig. 11.
Zeora-Warze mit jugendlichen Auswüchsen, zwischen und unter denen *Lecidea*-Apothecien zu bemerken sind.

In der Nähe der Apothecien der *Lecidea* sieht man häufig Gonidien mit ausgeprägten Absterbeerscheinungen: die Membran ist gequollen, der Inhalt schmutzig und theilweise von der Membran abgelöst (Fig. 12, p. 108). Wäre der Parasit eine Flechte, so wäre nicht ersichtlich, warum die Algen gerade hier zu Grunde gehen sollten, während sie in den übrigen Theilen des Mycels unversehrt üppig vegetirten. Die schädigende Wirkung des Parasiten auf die Gonidien der *Zeora* aber haben wir schon vorhin festgestellt, sie manifestirt sich auch hier wieder besonders an den Stellen, wo der Parasit in die nächste Nachbarschaft der Algenzellen kommt.

Eine auffällige Erscheinung, die sich ebenfalls schwer mit der Flechtennatur des Parasiten vereinigen liesse, ist das Zurücktreten

des braunen, vermeintlichen Parasiten-Thallus in den bereits völlig zerstörten, seit längerer Zeit überwucherten Partien. Warum mangelt dem Parasiten jener Theil, der ihn doch zu selbstständiger Ernährung befähigt, gerade hier, wo das Substrat, die *Zeora*, sicherlich schon ziemlich erschöpft sein muss? Gerade entgegengesetzt verhalten sich jene Flechten, die augenscheinlich einen nicht unbedeutenden Theil ihrer Nahrung aus anderen Lichenen beziehen, wie *Lecanora atriseda*. Nach Ausnutzung des Substrates lebt dort die Flechte als selbstständige Ernährungsgenossenschaft weiter, offenbar ganz so wie andere Lichenen. Nur in der nächsten Nachbarschaft der noch unversehrten *Zeora* sind kleine, braune Warzen zwischen den schwarzen Apothecien des Parasiten deutlich sichtbar, weiter innerhalb in den befallenen Stellen gehen sie zusammen mit dem

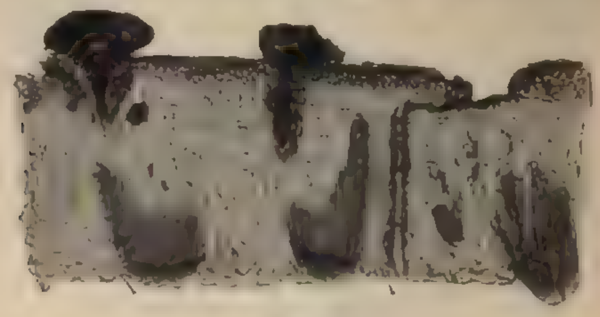


Fig. 12.
Lecidea zwischen den *Zeora*-Auswüchsen, ihre Apothecien tiefer in der alten Warze fussend.

darunter befindlichen *Zeora*-Thallus zu Grunde. Daher die grossen Löcher, welche das nackte Gestein hervortreten lassen. Sie sind meist zunächst umsäumt von einer schwarzen Zone, dem Bereich der gegenwärtigen Thätigkeit des Parasiten, an den sich nach aussen der noch gesunde *Zeora*-Thallus anschliesst. Der gesammte Befund spricht nicht dafür, dass der Parasit eine Flechte sei, der Zusammenhang des braunen Thallus mit der *Zeora* dagegen wird auch durch diese Beobachtung bestätigt.

Wie bereits erwähnt, wird das Aussprossen von Lappen auf dem gesunden *Zeora*-Thallus später besprochen werden. Hier ist noch Einiges über das auffällige Auswachsen der vom Parasiten befallenen Flechtentheile zu bemerken. Sollten unsere Angaben über das Verhältniss der Pflanzen zu einander sich als richtig erweisen, so wäre die Bildung der braunen Warzen auf der alten

Zeora unter dem Einflusse der *Lecidea* nur ein weiteres Beispiel für jene häufige Erscheinung, dass die Wirthspflanze durch einen Parasiten zu ungewöhnlichem Wachsthum angeregt wird[1]).

VII. Ueber epithallinische Aussprossungen bei Krustenflechten.

1. *Ochrolechia tartarea.*

Neben den vielfachen Ueberwachsungen anderer Organismen, die wir bei *Ochrolechia tartarea* zu beobachten Gelegenheit haben, verdient das Hervorwachsen selbständig werdender Lappen mitten aus dem Thallus noch besondere Erwähnung[2]). Ich traf diese eigenartige Erscheinung nur einmal an einer alten Rothbuche, deren Stamm mit unserer *Ochrolechia* in allen möglichen Altersstadien besetzt war. Die Flechte schien dort alle Bedingungen zu einem üppigen Gedeihen gefunden zu haben, was sich auch in der hier zu beschreibenden, wohl nur selten vorkommenden Sprossung aussprach, die in der Mitte grösserer Thalli stattgehabt hatte (Fig. 13).

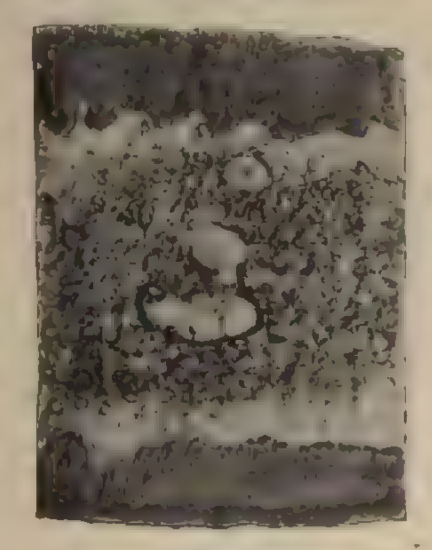


Fig. 13.
Ochrolechia tartarea mit jugendlichen Soralauswüchsen in verschiedenen Stadien.

Ich hegte längere Zeit Zweifel, ob diese epithallinischen Sprosse sämmtlich in der gleichen Weise entstanden seien. Die Frage war, ob wir es hier, wenigstens zum Theil, mit rein vege-

1) Unter den Flechten wird z. B. *Sticta Pulmonaria* durch *Celidium Stictarum* zu hypertrophischem Wachsthum der Apothecien, die bisweilen nicht bloss auf der Oberseite, sondern auch bemerkenswerther Weise auf der Unterseite hervorbrechen, veranlasst. Zu untersuchen wäre hier, ob *Sticta* zur Apothecienbildung durch den eindringenden Pilz gereizt wird, fand ich doch an *Celidium*-befallenen Exemplaren fast stets alle Apothecien mit dem Pilz besetzt.

2) Ueber ähnliche Erscheinungen bei Algen vergl. Reinke, Atlas deutscher Meeresalgen, p. 9, Taf. V, VI, Fig. 2 (*Ralfsia*); idem, Entwickelungsgesch. Unters. über d. Cutleriaceen d. Golfs v. Neapel. Nova Acta Ksl. Leop.-Carol. Acad. d. Nat., XL. p. 70, Taf. IX, Fig. 9 (*Zanardinia*).

tativen Aussprossungen aus der Mitte des Thallus heraus zu thun hätten oder ob bereits auf dem mütterlichen Thallus auswachsende Soredien in allen vorliegenden Fällen als die Ausgangspunkte für diese auffälligen Gebilde anzusehen seien, wie es sich für einige, noch wenig entwickelte unter diesen epithallinischen Lappen schon gleich zu Anfang hatte nachweisen lassen. Nach eingehendem Studium scheint mir die letztere Annahme, dass diese Sprosse sämmtlich von Soredien abstammen, die bereits im Soral selbst ausgewachsen sind, einwurfsfrei zu sein.

Diese Erscheinung steht nicht vereinzelt im Reiche der Flechten da. Schon Schwendener (Untersuchungen über den Flechtenthallus I, p. 137 ff.) hat nachgewiesen, dass bei *Usnea barbata* aus einzelnen, noch an ihrem Ursprungsorte festsitzenden Soredien häufig Scheinäste hervorgehen, die in Wirklichkeit selbständige Individuen sind. „Sie erscheinen nur deswegen als Verzweigungen des Thallus, weil sie sich auf der Mutterpflanze, statt auf einer anderen geeigneten Unterlage entwickeln und durch ihre Markfasern aufs Innigste mit derselben verbunden sind. Was man bisher schlechthin als Thallus zu betrachten gewohnt war, besteht somit aus einer Vielheit von Individuen, von denen eines der Träger aller übrigen ist" (l. c., p. 139).

Auch bei *Sticta Pulmonaria* traf ich die gleiche Erscheinung an. Die Sorale entstehen bei dieser Pflanze auf dem Kamm der zu einem eigenartigen Netzwerk verbundenen Leisten der Thallus-Oberseite. Sie sind kreisrund und bilden zusammenhängende Reihen; auf breiteren Leisten stehen sie sogar zu mehreren nebeneinander und können, besonders im späteren Alter, dicht aneinander stossen und äusserlich verschmelzen. An verschiedenen Exemplaren bemerkte ich nun, dass statt des gewöhnlichen, weisslichen Soredienstaubes kleine, stiftförmige Papillen von der Farbe des vegetativen Thallus in grosser Zahl aus den Soralen mancher Leisten hervorragten. An anderen Stellen waren diese Auswüchse bereits weiter fortgeschritten: sie zeigten eine mehr spatelförmige Gestalt und eine deutliche Differenzirung in Ober- und Unterseite; der Mutterpflanze waren sie mit einem verschmälerten Stiel eingefügt. Die weitere Entwickelung zu grösseren Lappen bietet nichts Bemerkenswerthes.

Da die ersten Anfänge des Auswachsens eines Sorediums nicht zur Beobachtung kamen, so beginne ich mit der Beschreibung der kleinsten unter den hier in Frage kommenden Lappen. Ich sah einen wulstigen, weissen Rand von einigen der Sorale einseitig ausstrahlend oder dieselben in grösserer Ausdehnung rund umsäumend. In diesem jugendlichen Zustande konnte man in der Mitte des betreffenden Sorals noch mehr oder minder deutlich die lockeren, grünlich-weissen Soredienhäufchen schon bei Lupenvergrösserung erkennen, die in späteren Stadien durch Rindenbildung dem Thallus einverleibt werden. Damit wird dann die Art der Entstehung verdunkelt.

Im erwachseneren Zustande können sich die Lappen, welche aus einem einzigen Soral hervorgegangen sind, so von einander

isoliren, dass sie als Auswüchse des Thallus selbst, nicht der Soredien erscheinen: siehe besonders den grossen, nach unten gerichteten Lappen in Fig. 13, p. 109. Aber auch von ihm ist es sichergestellt, dass er aus einem Soral entsprungen, und zwar durch Vergleich mit Uebergängen von den anderen abgebildeten, hervorsprossenden Lappen zu ihm.

Welch' complicirte Gestalten durch das unregelmässige Aussprossen und das darauf bisweilen erfolgende theilweise Ueberwachsen benachbarter Lappen oder sich deckender Theile von gespaltenen Einzellappen entstehen können, illustrirt ein in der Nähe des eben beschriebenen grossen Lappens befindliches Gebilde, das fast die Form einer kurz spiralig aufsteigenden Wendeltreppe angenommen hat und bei dem der eine von zwei Lappen gleichen Grades den anderen schräg deckt.

Eine analoge Erscheinung scheint Moeller („Ueber die Kultur flechtenbildender Ascomyceten ohne Algen", p. 38) an *Arthonia vulgaris* Schaer. beobachtet zu haben, doch bildete hier der Thallus selbst die Sprosse. Ob günstige Wachsthumsbedingungen die Veranlassung zu dem ungewöhnlichen Verhalten gewesen sind, wird sich wohl nur durch Wiederholung und Variation der Kulturen in Nährlösungen ermitteln lassen. Das übrige ungemein üppige Wachsthum gerade dieser Flechte in Moeller's Kulturen lässt allerdings vermuthen, dass hier ein Wachsthumsantrieb vorliegt, der die gewöhnlich von *Arthonia* in dieser Hinsicht in der Natur inne gehaltene Grenze überschreitet.

Ob bei *Ochrolechia* gute Ernährung allein der Anlass zur Aussprossung der Soredien auf dem mütterlichen Thallus war oder ob noch andere Factoren dabei mit im Spiele waren, muss unentschieden bleiben.

Wie verhalten sich nun die epithallinischen Lappen anatomisch zu dem als Substrat dienenden *Ochrolechia*-Thallus? Wie sich voraussagen liess, sind die in dem letzteren befindlichen Algen durch den im Gefolge der Ueberwucherung eintretenden Lichtmangel dem Untergange geweiht: dies tritt klar in der Desorganisation ihres Zellinhaltes zu Tage. Anders der Pilz! Ausser der aus abgestorbenen Elementen bestehenden und daher etwas missfarbigen Rinde bleiben seine Hyphen in überwachsenen Theilen ganz so erhalten, wie wir sie im nicht überwachsenen Zustande beobachten. Durch die Rinde hindurch wachsen Hyphen des überwuchernden Lappens in die untere Kruste hinein.

Aus alten Apothecien der *Ochrolechia tartarea* fällt die Askenschicht heraus, sie lässt einen vorerst innen weisslich gefärbten Becher zurück. Die Farbe dieser Höhlung rührt von der zerrissenen, askogenen Schicht her. Bekanntlich zieht sich bei *Ochrolechia* nach Art von *Lecanora* eine Algenschicht bereits zur Zeit der

Entwickelung des Apotheciums in einer continuirlichen Zone unter der ganzen, askogenen Schicht hindurch. Die Ablösung der Schlauchschicht mit einem Theil des askogenen Gewebes von den basalen Partien des Apotheciums bedeutet für die ursprünglich im Innern der Frucht eingeschlossenen Algen eine ansehnliche Erhöhung der Lichtzufuhr, worauf sie durch reichliche Vermehrung reagiren. Bald bildet sich in der Höhlung eine Rinde aus, dadurch wird die Apothecialscheibe dem gewöhnlichen vegetativen Thallus gleich gebaut, dem sie sich auch in ihrer Function von nun an gleich verhält[1]). Nicht nur, dass der lecanorine Rand isidienartige Aussprossungen zu bilden und Soralen den Ursprung zu geben vermag — das ist bei der Grösse des Randes nichts Bemerkenswerthes —, auch aus der früheren Apothecialscheibenfläche gehen die gleichen Bildungen hervor. Im Laufe der Zeit wird dieselbe durch die verschiedenen Auswüchse, die aus ihr entspringen, in ihren Umrissen undeutlich, was ja auch sonst durch die stets von neuem erfolgende Isidien- und Soralbildung, welche dieser Flechte eigen ist, beim gewöhnlichen, vegetativen Thallus geschieht.

Im Anschluss an diese verschiedenartigen Sprossungen sei noch kurz der Entstehung secundärer Apothecien auf den alten Scheibenfrüchten gedacht. Diese Erscheinung ist mir mehrfach bei *Ochrolechia tartarea* aufgefallen, noch häufiger aber habe ich sie bei *Lecanora subfusca* bemerkt. Man hat bei diesen Sprossungen der Apothecien zwei Fälle auseinander zu halten, die durch Uebergänge verbunden sein mögen, in ihren Extremen sich aber recht wohl unterscheiden. Der eine Fall, von Krabbe in seiner Dissertation „Entwickelung, Sprossung und Theilung einiger Flechtenapothecien" (Botan. Zeitung 1882) an *Lecidea Pilati* und *Cladonia Papillaria* beschrieben, ist unter den discocarpen Flechten augenscheinlich sehr verbreitet, auch bei *Lecanora subfusca* ist er zu finden: Durch ungleiches Wachsthum werden ältere, bereits entleerte Partien der Fruchtschicht theilweise durch später hervorsprossende überdeckt. Die Scheibe erhält dadurch eine unregelmässig gewölbte Oberfläche. Dieser ungleichmässige Aussprossungsprocess kann längere Zeit anhalten und giebt dann zu merkwürdig complicirten Bildungen Anlass.

Anderer Art ist der zweite Fall, der uns hier mehr interessirt. Bei ihm verliert das Hymenium in der vorhin bei *Ochrolechia* beschriebenen Weise seine Sporen,

---

1) Die forma *acrustacea* Schaer. der *Lecanora polytropa* var. *alpigena* ist dadurch charakterisirt, dass an älteren Exemplaren die ganze Assimilationsthätigkeit von den allein stehen bleibenden Apothecienscheiben übernommen wird. Die ursprünglichen vegetativen Thalluslappen verschwinden im Laufe der Zeit; die Askenschicht der Apothecien geht in der oben für *Ochrolechia* beschriebenen Weise zu Grunde. Das Resultat ist, dass eine Reihe von isolirten, meist kreisförmigen Thallusscheiben auf dem nackten Gestein stehen, die sich anatomisch nicht von gewöhnlichen, vegetativen Thalluslappen unterscheiden.

eine Neubildung von Asken findet zunächst nicht statt. In einzelnen Hyphen innerhalb der Gonidienschicht des so zu einem thallusähnlichen Gebilde umgewandelten Apotheciums aber regt sich neues Leben. Sie bilden eine junge Fruchtanlage, die bei ihrem weiteren Wachsthum durch das Beiseitedrängen der über ihr lagernden, gonidienführenden Schicht einen lecanorinen Rand erhält, sich somit später in nichts von einem primären, aus dem Thallus entstandenen Apothecium unterscheidet. Derartige kleine Apothecien können in Mehrzahl auf einer einzelnen, alten Scheibe entstehen und nicht selten tritt auf älteren Thallis der *L. subfusca* eine ganze Reihe solcher, secundäre Apothecien tragender Scheiben auf.

2. *Zeora sordida.*

Der eigenartige Aufbau älterer *Zeora*-Warzen erfordert eine genauere Beschreibung der Entwickelung des Thallus. Die sich bereits nahe dem fortwachsenden Rande bildenden Warzen sind zuerst noch niedrig und zeigen keine Abweichung vom gewöhnlichen Bau einer *Lecanora.* Sie bilden Apothecien von der für die Lecanoreen charakteristischen Form; zuerst sind Gonidien in einer continuirlichen, mehr oder minder dicken Schicht unter dem Hypothecium zu finden. Durch die spätere Vergrösserung der Apothecien wird der Zusammenhang dieser Algenschicht bisweilen gelockert. Aus den unter ihr gelegenen Partien drängen sich nämlich manchmal Hyphen in sie hinein und streben vertical nach oben, indem sie die Gonidien zum Theil mit emporschieben. Unter den Hyphen des Hypotheciums selbst macht sich die gleiche Tendenz zu parallelem Emporwachsen und zwar bei ihnen unter günstigen Bedingungen regelmässig geltend. Durch die zahlreichen, dicht aneinander gedrängten Hyphen, die sich zwischen die schon ausgebildeten Elemente einschieben, wird das Apothecium in seiner Ausdehnung vergrössert, die ursprünglich flache Scheibe wird fast halbkugelförmig vorgewölbt; durch ungleichmässiges Wachsthum in verschiedenen Theilen der Frucht verliert sie nicht selten ihre regelmässige Gestalt. Im Laufe der Zeit erlischt die Thätigkeit der askenbildenden Schicht an den verschiedenen Stellen, bis endlich die ganze Schicht verödet. Damit ist jedoch, wie es uns auch bei andern Flechten bereits in dieser Arbeit mehrfach entgegen trat, keineswegs auch die Lebensthätigkeit der unter dem Apothecium gelegenen Schichten, besonders derjenigen, in welcher die subapothecialen Gonidien eingebettet sind, — wenigstens nicht immer — beendet. Wir erwähnten, dass diese Algenzellen durch die zu langen, einander parallelen, fast faserähnlichen Gebilden heranwachsenden Hyphen manchmal theilweise aus ihrer ursprünglich

tieferen in eine höhere Lage gebracht werden. Nach dem Absterben der askenführenden Schicht gelangen wachsthumsfähige Hyphen mit einzelnen Algengruppen an die Oberfläche. Sie können dort wiederum zu einer das Apothecium bedeckenden und eventuell mit dem vegetativen Theil der Warze verschmelzenden Kruste werden. Doch scheint dieser Modus der Ueberwachsung im Allgemeinen selten zu sein. Dies kommt daher, dass die Bildung der senkrecht und einander parallel gerichteten Hyphen meist ausschliesslich in dem direct über der Gonidienschicht gelegenen Theile des Hypotheciums stattfindet. Die gewöhnliche Art, in welcher die Frucht nach Beendigung ihrer reproductiven Thätigkeit in den Thallus eingeschlossen wird, ist die folgende: Von den Seiten her wachsen Theile des vegetativen Thallus bisweilen nur zu kleineren Warzen oder auch zu selbstständigen, kleinen Thalli aus. Diese bleiben jedoch in ihrer Ausdehnung fast ganz auf ihre Ursprungswarze beschränkt, sie sollen später noch etwas eingehender betrachtet werden. Hier vorerst die weniger ansehnlichen Lappen! Die Askenschicht verschwindet nach ihrer Verödung allmählich ganz und es lässt sich nicht sagen, ob allein durch die Einwirkung der Atmosphärilien oder auch theilweise durch die zerstörende Thätigkeit der die Frucht überwachsenden Lappen, doch kommt dies bei der geringen Dicke dieser Schicht weniger für uns in Betracht. Weit interessanter ist das Schicksal der vornehmlich aus dem Hypothecium hervorgegangenen, mehrfach genannten Schicht aus senkrecht und parallel gerichteten Hyphen, die wir mit nebeneinander gelagerten Fasern verglichen haben. In älteren Apothecien zeigen diese Hyphen, die zusammen einen mit seiner abgerundeten Spitze nach innen gerichteten Kegel darstellen, eine ziemlich deutliche, gallertartige Aufquellung ihrer Membranen zugleich mit einer schwachen Gelbbraunfärbung (siehe besonders Fig. 14, aber auch Fig. 10—12). Von den jugendlichen, sie überwachsenden Thalluslappen wird der aus ihnen gebildete Kegel oberflächlich etwas angegriffen, bisweilen wird er sogar in der Längsrichtung seiner Hyphen durch eindringende Mycelelemente der neuen oberen Schichten in einzelne Theile gesprengt (Fig. 11). Wenn auch bei der andauernden Thätigkeit der vegetativen Hyphen eine theilweise Auflösung dieses als letzter Rest eines ehemaligen Apotheciums übrig gebliebenen Kegels erfolgt, so bleibt er doch zum Theil auch noch nach längerer Zeit sichtbar: Der soeben beschriebene Process der Fruchtbildung und -Ueberwachsung kann sich nämlich

in derselben Thalluswarze noch mehrmals wiederholen. Auf einem Querschnitt durch eine solche ältere Warze lassen sich manchmal die ganz unten im Thallus gelegenen, letzten Reste der ersten von ihr gebildeten Apothecien noch an ihrer gallertartigen, parallel faserigen Structur und dem dadurch bedingten, von den vegetativen Theilen abweichenden Lichtbrechungsvermögen deutlich nachweisen.

Dieser merkwürdige Vorgang des wiederholten Hinüberwachsens jüngerer Thalluspartien über ältere[1]) bewirkt die oft recht ansehnliche Höhe (fast 2 mm) alter Warzen. Dieselben haften aber trotzdem ziemlich fest am Substrat und auch durch ihre dichte, mosaikartige Aneinanderfügung bleibt der feste Zusammenhang der Kruste gewahrt.



Fig. 14.
Zeora sordida. Querschnitt zur Kennzeichnung des Thallusaufbaues. Die älteren Apothecienreste von jugendlichem Gewebe überdeckt.

Zum Schluss sei noch die vorhin schon erwähnte Aussprossung junger Thalli mitten auf der Kruste der *Zeora* als die auffälligste Form aller derartigen Ueberwachsungen etwas genauer beschrieben. Sie legen sich kreisförmig über die nächst benachbarten Partien des mütterlichen Thallus. Auf einem mir vorliegenden Stücke

1) Ein Vergleich mit der Torfbildung, bei der sich ähnliche Processe, allerdings in weit grösserer Ausdehnung und Auffälligkeit, abspielen, drängt sich unwillkürlich auf.

entspringen sie zu mehreren nahe beieinander; sie zeichnen sich durch die besondere Kleinheit ihrer dicht gedrängten Warzen aus: ein Thallus en miniature (Fig. 9). Bei den mitten aus dem Thallus hervorsprossenden, dicken Lappen, die als seltene Erscheinung bei *Ochrolechia tartarea* beschrieben worden sind (Fig. 13), konnten wir trotz ihrer nicht zu leugnenden Ausbreitung über das mütterliche Individuum doch eine gewisse Hemmung ihres Wachsthums im Vergleich zu den auf anderen Substraten fortschreitenden *Ochrolechia*-Rändern feststellen. Aehnliche Verhältnisse scheinen auch hier vorzuliegen, daher die dichtgedrängten, kleinen Warzen der Auswüchse.

VIII. Ueber das Verhalten der Laubflechten beim Zusammentreffen mit Lichenen der gleichen Thallusform.

Die „strauchigen“ Ramalinen, Usneen und Alectorien sind nur mittelst einiger oder weniger Haftorgane der als Substrat dienenden Borke angeheftet und streben mit ihrem Thallus zunächst vom Anheftungsorte fort, um dann, der Schwere folgend, mehr oder minder herabzuhängen. Sie behindern daher die benachbarten Flechten kaum in ihrer Ausbreitung.

Ganz anders die Laubflechten! Ihr flächenförmiger Thallus liegt der Unterlage mehr oder minder platt an und beansprucht bei seinem weiteren Wachsthum einen immer grösseren Platz auf derselben. In seiner gleichmässig rosettenartigen Ausbildung aber wird er früher oder später durch entgegen wachsende Lichenen der gleichen oder verschiedener Arten und durch Moose gestört. Das Verhalten der verschiedenen Species in diesem Falle ist ein ziemlich mannigfaltiges. Im Allgemeinen kann als Regel gelten, **dass Arten mit grösseren und breiteren Lappen über solche mit** geringerer Grösse dieser Thallustheile allmählich hinwegwachsen. So bekleidet die grösste unter den in Norddeutschland an Chausseebäumen vegetirenden Laubflechten, *Parmelia Acetabulum*, bisweilen fast ganz die eine Seite der Bäume und nur noch spärliche Inseln von *Physcia parietina* und *pulverulenta*, *Parmelia obscura*, *stellaris* und *sulcata* zeigen den früheren Flechtenbestand auf dieser Rinde an.

Zwei Individuen der gleichen Art wachsen zunächst mit ihren Lappen durcheinander, dann wird das rege Randwachsthum an der Berührungslinie sistirt, die später gebildeten Lappen sind etwas kleiner und reiche Apothecienbildung verwischt dann meistens bald

vollständig die Grenze der nun zu einem scheinbar einheitlichen Thallus vereinigten Individuen. Beispiele anzuführen ist unnöthig, sämmtliche erwähnte Laubflechten verhalten sich gleich. Das hier geschilderte Verhältniss lässt sich natürlich auch bei Steinflechten beobachten: gerade eins der schönsten und verbreitetsten Vorkommnisse dieser Art tritt uns in dem kleinblättrig-schuppigen *Placodium saxicolum* entgegen[1]). Vorraussetzung bei dieser hier geschilderten gleichmässigen Verschmelzung zweier Individuen ist immer, dass beide gleich lebenskräftig sind, im anderen Falle wird der schwächere Thallus von seinem Nachbarn überwachsen.

Für das wechselseitige Verhalten specifisch verschiedener Lichenen mit annähernd gleich grossen Thalluslappen seien als Beispiel die häufig zusammen vorkommenden *Physcia parietina* und *Physcia pulverulenta* gewählt. Die betreffenden Thalli verflechten sich in eigenthümlicher Weise derart miteinander, dass die Randlappen wechselseitig auf den Thallus der andern Art hinüberragen, ähnlich wie beim Händefalten die ineinander verschränkten Finger den Rücken der entgegengesetzten Hand theilweise bedecken. Diese gegenseitige Durchwachsung kann sehr verschiedene Ausdehnung gewinnen, bis zu dem Grade, dass die Gestalt der ursprünglichen Thalli sich nicht mehr erschliessen lässt, zumal da die einzelnen Lappen durch mehrfache Verzweigung allmählich einen selbstständigen Charakter annehmen. Vielfach heften sie sich natürlich mittelst ihrer Rhizinen an der nunmehr als Substrat dienenden Flechte fest.

Eine nicht gerade seltene Erscheinung ist die Ansiedelung von kleineren, phylloblastischen Lichenen auf dem Thallus grösserer. Wir haben es hierbei nur theilweise mit einer Ueberwachsung in dem eben beschriebenen Sinne zu thun, denn nicht bloss vom Rande — und zwar nicht über die Spitze hinweg, vielmehr von den Seitentheilen der Lappen aus — dringen diese Flechten vor, sie finden

---

1) Naturgemäss zeigen die Flechten mit *Placodium*-artig eng dem Substrat angeschmiegten, untereinander seitlich in dichter Berührung stehenden Lappen noch viel deutlichere Anklänge an das Verhalten der Krustenflechten beim Zusammentreffen zweier Artgenossen als die Phylloblasten mit ihrem der Unterlage weit lockerer angehefteten Laube (vergl. manche Krustenalgen, diese Arbeit p. 54, Anmerk. 2).

Hervorgehoben sei noch, dass die oben beschriebene Erscheinung nicht bloss bei den Placodien selbst (wie *P. saxicolum*, *murorum*, *decipiens*) auftritt, sondern in genau derselben Weise auch bei *Placodium*-ähnlich gebauten Flechten, die einem ganz anderen Verwandtschaftskreise angehören, wie z. B. *Diploicia canescens*.

sich auch — und das soll an dieser Stelle besonders berücksichtigt werden — mitten auf dem ausgewachsenen Thallus älterer, wenn auch selbst im Centrum völlig lebenskräftiger Lichenen ein, um auf ihm allmählich und allseitig nach den Rändern fortzuschreiten.

Als Beispiel sei hier die Ueberwachsung der *Parmelia physodes* durch *P. subaurifera* Nyl. geschildert[1]). Die mir vorliegenden Lärchenzweige sind dicht mit *P. physodes* in wagerecht allseitig rosettenartig ausgebreiteten Thallis besetzt, theilweise in der forma *labrosa* mit aufgerichteten Lappen und besonders starker Soredienentwickelung. Auf zahlreichen dieser Thalli wachsen, meist von der Mitte ausstrahlend, Exemplare der *P. subaurifera*, die sich häufig mit ihren Thallussprossen den Lappen der *P. physodes* eng anschliessen und sie oft manschettenartig umkleiden derart, dass die Form der *P. physodes* noch deutlich zu erkennen ist, äusserlich von manchen ihrer Lappen aber nur noch die eine soredial. Auflösung zeigende Spitze hervortritt.

Die Rhizinen der *P. subaurifera* dringen mit ihren Hyphen nicht in die pseudoparenchymatische obere Rinde der *P. physodes* ein, vielmehr trennen sie sich, ursprünglich dicht gefügt und von einer pseudoparenchymatischen Rinde umschlossen, an der Spitze in einzelne Hyphen, die sich in Form eines allseitig ausstrahlenden Sternes fest an die Oberseite der *P. physodes* anlegen. An keiner Stelle konnte ich ein Eindringen in die Rinde der *P. physodes* bemerken, dieselbe setzt sich, wie auf Querschnitten zu sehen ist, gleichmässig unter den braunen, eine Strecke weit über ihr sichtbaren Hafthyphen der *P. subaurifera* fort.

Lindau (l. c. p. 51) hat beobachtet, wie Hyphen der Rhizinen von *P. saxatilis* in das pseudoparenchymatische Rindengewebe derselben Art und der *P. physodes* eingedrungen waren. Er bemerkt hierzu: „Wie tief sie in den Thallus hineinwachsen, lässt sich leider nicht feststellen, da eine Beobachtung bestimmter Fäden im Pseudoparenchym unmöglich ist.“ Hätte hier ein tieferes Eindringen wirklich stattgefunden, so wäre dies doch wohl nur unter Absterbeerscheinungen und Veränderungen des mikroskopischen Bildes innerhalb der überwachsenen Flechte geschehen, die Lindau unbedingt hätten auffallen müssen. Jedenfalls ist nach allen bisher bekannt gewor-

1) Nach Sandstede, dem ich das Material zur Untersuchung dieser Frage verdanke, ist die im Folgenden beschriebene Erscheinung in dem Fuhrenkamp, aus dem die Exemplare stammen, sehr verbreitet.

denen anatomischen Thatsachen anzunehmen, dass die aus den Rhizinen hervorsprossenden Hyphen der Parmelien wohl nur die Bedeutung von Befestigungsorganen haben, zur Ernährung dagegen kaum etwas beitragen.

Wie sehr das Verhalten verschiedener laubartiger Flechten gegeneinander bei ihrer Begegnung Schwankungen unterliegt, zeigt deutlich ein Fall, der hier noch kurz beschrieben werden soll. An einer Backsteinmauer wuchsen in buntem Durcheinander Thalli der *Physcia parietina* und der *Diploicia canescens.* Nicht an allen Stellen wurde die Letztere, deren Thallus placodium-artig eng dem Substrat angeschmiegte und dicht gedrängte Lappen hat, von der *Physcia* mit ihren grösseren und sich mehr über die Unterlage erhebenden Lobis überdeckt. Verschiedentlich war sogar das Gegentheil zu bemerken: Einzelne Thalli von *Physcia* hatten, wie es nicht selten geschieht, durch reichliche Prolification eine grosse Zahl dicht gedrängter, kleiner Lappen gebildet, welche das Areal des betreffenden, ursprünglichen *Physcia*-Individuums völlig bedeckten. *Diploicia*, an verschiedenen Stellen solchen *Physcia*-Exemplaren benachbart, hatte sich über die Randpartien derselben bereits ein Stück weit ausgebreitet, indem sie die glatte, nackte Steinunterlage verliess und, sich emporbiegend, auf die *Physcia* überging. Der dichte, placodium-ähnliche Zusammenschluss ihrer Randlappen blieb aber auch auf diesem ungewöhnlichen und unebenen Substrate erhalten. So hätten wir also in diesem Falle bald das Vordringen der *Physcia* über *Diploicia*, bald ein umgekehrtes Verhalten der beiden Flechten zu constatiren.

Es liessen sich für diese Art der Ueberwachsung, bei der, je nach den Umständen, bald die eine Laubflechte, bald die andere unterliegt, wohl noch manche Beispiele anführen, wir wollen uns mit diesem einen begnügen, zumal da wir in weiteren Ausführungen nichts Bemerkenswerthes hinzuzufügen hätten und da dieser Gegenstand selbst nur noch in recht losem Zusammenhange mit unserem Hauptthema steht.

Zur Ernährungsphysiologie der Lichenen.

Unsere anatomische Untersuchung liess uns an verschiedenen Stellen Einblicke in die Ernährungsverhältnisse der betrachteten Flechten gewinnen. Wir lernten in dieser Hinsicht eine grosse Mannigfaltigkeit kennen, die kaum zurücksteht hinter den uns schon länger vertrauten Verschiedenheiten, welche die nicht mit Algen in Symbiose lebenden Pilze ernährungsphysiologisch untereinander aufzuweisen haben. Wenn wir uns nun einen Ueberblick über die verschiedenen Ernährungsarten verschaffen wollen, so ist es geboten, auch solche Fälle mit in die Betrachtung hereinzuziehen, die naturgemäss in der vorhergehenden Darstellung keine Berücksichtigung finden konnten, da sie in keinerlei Beziehung zu den dort von uns besprochenen Erscheinungen standen. Hier aber, bei der Zusammenstellung von Beispielen für die verschiedenen Ernährungsbedürfnisse der Lichenen, haben wir sie nöthig als Glieder in der Kette der Formen, die von einem Extrem zum andern überleiten.

Auf der einen Seite steht eine grosse Anzahl von Flechtenpilzen, welche durch ihr Consortium mit Algen ihren Bedarf an organischer Nahrung so vollauf zu befriedigen vermögen, dass sie die Pioniere des organischen Lebens auf festem Gestein sein können, welches für andere Pflanzen zunächst noch unbewohnbar ist. Das klassische Beispiel für diese Gruppe ist *Stereocaulon vulcanicum* Pers., das sich als erster Organismus auf noch ziemlich frischer Lava ansiedelt. Die durch diese Flechte repräsentirte Abtheilung, welche ernährungsphysiologisch das eine Extrem darstellt, zeigt den hohen Grad der Unabhängigkeit von anderer organischer Nahrung, zu dem Flechtenpilze durch ihre Symbiose mit Algen befähigt sein können.

Hierher ist ferner vor Allem eine grosse Anzahl Laub- und Strauchflechten zu stellen, so die nur mit einem einzigen, centralen Nabelstrang dem festen Gestein als Substrat angehefteten Gyrophoren und *Umbilicaria*, dann die Peltigeren mit ihren vornehmlich der Befestigung und daneben vielleicht auch der Wasseraufnahme dienenden Rhizinen, die ich aber nie in lebende oder todte Gewebe eindringen sah. Zahlreiche andere Erdflechten schliessen sich an, besonders die, welche unsere dürren Sandhaiden bevölkern: Cetrarien, Stereocaulen und viele Cladonien. Endlich ist noch die nicht geringe Zahl der Wüstenflechten zu nennen, eine wie alle Wüstenpflanzen in verschiedener Hinsicht interessante Gruppe, von der die einen Vertreter ohne festen Anheftungspunkt, ruhelos dem Spiel der Winde preisgegeben, bald hier-, bald dorthin geworfen werden, indem sie die Möglichkeit zu ihrer langsamen Weiterentwickelung

dem nächtlichen Thau verdanken (vergl. Reinke, Jahrb. f. wiss. Botanik, XXVIII, p. 372—374), während manche andere Arten mit ihren dünnen und nicht sehr langen Rhizinen im Boden festsitzen oder seltener eine einzige dicke Rhizine nach Art der Pfahlwurzeln höherer Pflanzen verhältnissmässig tief in das Substrat hineinsenden (vergl. Nylander in Flora 1878, p. 338, 339). Nicht besonders hervorgehoben zu werden braucht es, dass auch viele Krustenflechten, vornehmlich stein- und erdebewohnende, ausserhalb des Consortiums erzeugter, organischer Substanzen nicht bedürfen. In allen diesen Fällen verhält sich das Consortium wie eine grüne Pflanze, die nur anorganisches Material zu ihrem Aufbau verwendet.

Am schwierigsten sind in ernährungsphysiologischer Hinsicht jene Uebergangsgruppen festzustellen, von denen die einen sowohl auf anorganischer wie auf organischer Unterlage zu gedeihen vermögen, während andere fast oder überhaupt nur auf organischem Substrat wachsen. Natürlich ist mit der Thatsache, dass eine Flechte regelmässig auf Rinde vorkommt — in manchen Fällen sogar mit auffälliger Vorliebe für bestimmte Baumarten — noch keineswegs ein Schluss auf eine directe Abhängigkeit der Flechte von dem betreffenden Substrat in ihrer Ernährung berechtigt. Durch das Ineinandergreifen verschiedener Factoren[1]) wird eine sichere Analyse erschwert, zumal bei diesen, meist langsam wachsenden Organismen die Zufuhr geringer Mengen organischer Substanz aus der Umgebung im Laufe der Zeit viel ausmachen kann. Die anatomische Untersuchung wird allerdings vielfach schon eine ziemlich sichere Erkenntniss der vorliegenden Verhältnisse gestatten. Mit ihr müssen wir uns vor der Hand begnügen, da von der experimentellen Prüfung wegen der technischen Schwierigkeiten Resultate zunächst wohl kaum erwartet werden dürfen.

Einige Fälle von gelegentlichem Saprophytismus sind in Capitel III und IV über das Verhalten der Krustenflechten beim Begegnen mit anderen Pflanzen zu finden, sie sind dort so eingehend geschildert worden, dass hier die Namensanführung mit einer kurzen, das Ergebniss in die Erinnerung zurückrufenden Bemerkung genügen wird.

---

1) Es können z. B bei dem Gebundensein gewisser Flechten an bestimmte Substrate, wie die Rinde einer einzigen oder weniger Baumarten, folgende Factoren von Bedeutung sein: die Rinde begünstigt vielleicht das Wachsthum der Flechte, je nachdem sie weniger leicht oder in anderen Fällen leichter Risse bekommt; ferner ist auch die Art des Absplitterns in Betracht zu ziehen. Besonders aber spielen die Orte, welche der betr. Baum selbst bevorzugt, ob im Schatten gelegen oder dem Licht frei zugänglich, eine grosse Rolle. Ueber verschiedene, fördernde oder hemmende Factoren vergl. das Capitel: „Die Flechten als Schädlinge der Bäume“ in Lindau, Lichenolog. Untersuchungen, Heft I, ferner daselbst unter „*Pyrenula nitida*“.

Eine Reihe von Variolarien vermögen nicht nur Krustenflechten, sondern auch Moose und Laubflechten zu überwuchern und deren Stoffe für sich zu verwenden. Wir wiesen auf die Wahrscheinlichkeit hin, dass die Vernichtungsthätigkeit dieser Flechten durch Enzyme, welche die Nachbarn schädigen, unterstützt wird. Auch aus anderen Verwandtschaftskreisen wurden verschiedene Beispiele einer ähnlichen, wenn auch wohl meist nicht so energischen Ueberwucherung der Nachbarn eingehend besprochen. Auch hier war mehrfach eine Auflösung der vernichteten Flechte durch die Gegnerin zu constatiren (siehe z. B. *Zeora sordida*, p. 77 ff., *Lecidella spectabilis*, p. 81). In andern Fällen liess sich nur ein Ersticken durch Ueberwachsen bemerken, während die Ausnutzung der Unterliegenden mindestens zweifelhaft blieb (siehe *Haematomma coccineum*, p. 74—76). Abgesondert wurde jene Gruppe behandelt, die aus bereits abgestorbenen Flechten Nährstoffe entnimmt (Capitel IV: *Candelaria vitellina, Lecanora polytropa, Biatora quernea*). Dass jedoch diese Abtheilung ebenso wie die in Capitel III dargestellten Lichenen vielfach nur Zufälligkeiten einen Erwerb von Nahrung in der angedeuteten Weise verdankt, glaube ich genügend hervorgehoben zu haben. Bei *Lecanora polytropa* wurde auch die Möglichkeit ausgesprochen, dass sie manchmal selbst lebende Flechten durch ihre Ausbreitung zu schädigen im Stande sei (p. 94), also ähnlich verschiedenen in Capitel III geschilderten Fällen.

Im Allgemeinen wird man annehmen dürfen, dass die auf diese Weise von den betreffenden Lichenen gewonnenen Nährstoffe in der Quantität nicht nennenswerth für sie in Betracht kommen im Vergleich mit den auf dem regulären Wege durch die Symbiose mit den Algen gewonnenen Substanzen. Liess sich doch auch kaum irgendwo ein schnelleres Wachsthum an den Stellen bemerken, wo sich die Gelegenheit zu einem solchen Nebenerwerb bot.

Anders mag sich die Sache bei solchen Flechten verhalten, die an bestimmte fremde Lichenen wenigstens in der Jugend derart gebunden zu sein scheinen, dass sie ohne dieselben nicht fortzukommen vermögen. Diese interessante Abtheilung, von der wir leider nur einen Vertreter, *Lecanora atriseda* (Cap. III. p. 82 ff.) studiren konnten, ist noch ungenügend bekannt. Was **Minks** in der „Protrophie“ über diese Gruppe vorbringt, ist so kraus und unverständlich, dass, wie im Eingang bemerkt, eine kritische Besprechung desselben unmöglich ist. Leider habe ich einige

interessante Arthonien, die Almquist in seiner Monographia Arthoniarum Scandinaviae anführt und die nach ihrer Lebensweise hierher zu gehören scheinen, nicht untersuchen können.

Unsere *Lecanora atriseda* ist nach den Versicherungen Malme's derart auf *Rhizocarpon geographicum* angewiesen, dass sie nie ohne diesen Wirth vorkommt. Welcher Art diese Abhängigkeit sein mag, darüber sind weitere Untersuchungen anzustellen. Es ist wahrscheinlich, dass noch mehr Flechten mit ähnlichen Eigenthümlichkeiten existiren[1]). Die bislang hierher gestellte *Lecidea intumescens* glauben wir als einen Pilz ansprechen zu müssen (p. 104 ff.).

Dem Auge des sorgfältigen Beobachters complicirt sich also die scheinbar so einheitliche Ernährungsphysiologie der Lichenen fast zu einer ähnlichen Mannigfaltigkeit, wie sie das grosse Reich der Pilze aufzuweisen hat. Zahlreiche Flechten, die wegen ihres mehr oder minder isolirten Vorkommens in den vorhergehenden Capiteln nicht aufgeführt werden konnten, zeigen schon durch ihre Vorliebe für bestimmte Substrate, feuchtes Holz, humosen Boden u. s. w. ihre Neigung zu einer theilweise saprophytischen Ernährung an[2]). *Icmadophila aeruginosa* wird als ein Beispiel dieser Art genannt. Auffälliger noch scheint mir das Verhalten der *Biatorina pilularis* Krb. (*B. sphaeroides* Mass.), deren Schilderung daher den Schluss dieser Betrachtung bilden soll[3]).

---

1) Die von Zopf (Untersuchungen über die durch parasitische Pilze hervorgerufenen Krankheiten der Flechten. I. Abhandlung. Nova Acta d. Ksl. Leop.-Carol. Akad. d. Naturforscher, LXX, 1897, No. 2) unter dem Namen „Parasymbiose" zusammengefassten Erscheinungen habe ich nicht selbst prüfen können. Nach Zopf's Angaben sollen gewisse auf Flechten lebende Pilze im Stande sein, sich der in ihrer Nähe befindlichen Gonidien des Wirthes zu bemächtigen und dieselben in ihren Thallus aufzunehmen, ohne sie dabei, wenigstens soweit sichtbar, zu schädigen.

2) Ueber Erscheinungen, die sogar als Parasitismus zu bezeichnen sind, berichtet Bonnier (Revue générale de Botanique, T. I, No. 4). Moosprotonema wurde durch algenfreie Flechtenpilze zerstört. Die Protonemafäden von *Mnium hornum* vermochten sich allerdings durch Einkapselung in dickere Membranen gegen die Schädlinge zu schützen. Eine weitere Untersuchung dieser Vorgänge ist zu wünschen.

3) Sie bewohnt alte, moosbedeckte Buchen oder die in Form dünner Lamellen abblätternde Borke alter Eichen. Ausser dieser nackten Borke überspinnt sie aber die das Substrat mit ihr theilenden Moospolster und gelangt auch auf diesen zu reicher Fructification. Sie zieht den Grund der Bäume höheren Stellen vor und wächst dort naturgemäss mehr über Moosen als auf der kahlen Borke. Nur mitten in alten Waldungen, die durch ihre schattenreichen Bäume und ihr dichtes Unterholz eine aus-

Der anatomische Aufbau der *Biatorina* lässt uns verstehen, dass sie gerade die in der Anmerkung beschriebenen Standorte bevorzugt. Oben liegt eine lockere, unregelmässig flockige Schicht, sie besteht aus rundlichen Algenklumpen, die von Hyphen durchsetzt sind und auch von denselben umfasst werden. Durch diese Pilzfäden stehen sie auch mit der bloss aus Mycel gebildeten Basalschicht in fester Verbindung. Die Hyphen, welche die Gonidien umgeben, zeichnen sich durch Kurzzelligkeit aus. Der Zusammenhang des Klumpens wird ein noch innigerer dadurch, dass einander berührende Fäden verwachsen [1]).

Der uns hier vornehmlich interessirende Theil des Thallus, die Basalschicht, ist je nach den Umständen mehr oder weniger stark ausgebildet. Wir erwähnten bereits, dass die morsche Borke der alten Eichen in Lamellen aufblättert. Diese Lamellen bestehen vornehmlich aus den Peridermlagen, welche dem anhaltenden, zerstörenden Einfluss der Atmosphärilien am längsten von allen Rindenelementen Widerstand zu leisten vermögen. Die zwischen den einzelnen Korklagen eingeschalteten Parenchymschichten dagegen zerfallen zu einer krümeligen Masse. Gerade sie sind für unsere Flechte von grosser Bedeutung. Die noch ziemlich fest untereinander zu dünnen, locker der Borke anliegenden Lamellen verbundenen Peridermlagen werden von der *Biatorina* nur oberflächlich ein wenig angegriffen. Beim Aufhören einer solchen Lamelle bietet sich der Flechte, die sich weiter auf der Borke ausbreitet, häufig die Gelegenheit, in das zwischen den einzelnen Peridermzonen eingekeilte, bereits theilweise zerstörte Parenchym einzudringen, wovon sie denn auch ausgiebigen Gebrauch macht. Eine wie starke Anziehungskraft derartige, zerfallene Rindentheile auf die *Biatorina* ausüben, geht aus dem üppigen Wachsthum der Hyphen hervor: Sie dringen in die betreffenden Spalten in Form dicker Bänder ein; innerhalb des gelockerten Rindenparenchyms zerspalten sich diese Knäuel in ihre einzelnen Bestandtheile, die sich allseitig ausbreiten und in Folge dessen dies Substrat weithin gleichmässig durchwuchern. Natürlich fehlen in diesen dem Lichte unzugänglichen Theilen der Flechte die Algen vollständig.

---

reichende, dauernde Feuchterhaltung der abgestorbenen Borken nicht bloss nahe dem Grunde bewirken, tritt sie an den Stämmen auch noch über Mannshöhe auf.

1) Lindau (l. c., p. 22) beschreibt ein ähnliches Verhalten der Hyphen bei der ebenfalls solche Algenklumpen auf ihrer Oberseite tragenden *Bacidia rubella* Ehrh.

Dieses Verhalten scheint mir besonders in Betracht zu kommen im Hinblick auf die Frage, ob manche Flechtenpilze einen nennenswerthen Beitrag ihrer Nahrung dem Substrat zu entziehen vermögen. Da die Hyphen tief in diese Borkentheile, die bereits einem langdauernden Zerstörungsprocess ausgesetzt gewesen sind, eindringen und da sie dieselben überall durchspinnen, so muss für den *Biatorina*-Pilz angenommen werden, dass er sich einen nicht geringen Theil der Zerfallsproducte seines Substrates nutzbar zu machen befähigt ist. Wie weit eine solche Ernährung ihm Bedürfniss ist, lässt sich nicht ermitteln, immerhin scheint gerade in Betreff dieses Punktes die im Beginn unserer Beschreibung berührte, ausgesprochene Vorliebe unserer Flechte für dieses Substrat Beachtung zu verdienen.

Eines Falles, der für die Wachsthumsthätigkeit der *Biatorina* bezeichnend ist, sei hier noch kurz gedacht. Ausser *Haematomma coccineum* und *Gyalecta Flotowii*, die bereits an einer anderen Stelle (p. 74, 75) als Standortsgenossen unseres Lichen erwähnt worden sind, ist noch *Thelotrema lepadinum*, ein nicht seltener Bewohner der lamellenartig sich ablösenden Borke alter Eichen, und zwar in einer eigenthümlichen Wachsform, die mir nur von diesem Standort bekannt geworden ist[1]). Ein Hinüberwachsen der *Biatorina* über *Thelotrema* habe ich nicht sicher beobachten können, sie bemächtigte sich aber auf eine ganz andere Weise des Platzes von *Thelotrema*. Da dieses als geschlossener Thallus nur die oberflächliche Lamelle überkleidete, so hatte *Biatorina* an verschiedenen Orten Gelegenheit, sich unter der von *Thelotrema* besetzten Borkenpartie mit ihren Hyphen auszudehnen. Das ungleiche Absplittern einzelner Stücke der oberflächlichen Lamelle bewirkte nun manchmal eine Freilegung unterer Borkentheile mitten im Thallus des *Thelotrema*. Die bereits dort anwesenden Mycelpartien der *Biatorina* werden mit Algen bevölkert; auf diese Weise entstehen zunächst in den tiefer gelegenen Lücken innerhalb des *Thelotrema*-Thallus kleine, dunkelgrüne Inselchen der *Biatorina*, die später bei der fortschreitenden Abspaltung der oberen Lamelle mit dem Ausgangsthallus auch äusserlich zu einem grünen Filz verbunden werden.

---

1) Ihre Thallusfarbe ist bräunlich-weiss; die Apothecien sind gross, ihr kraterförmig sie umschliessender Rand lässt eine ziemlich weite Oeffnung frei. Derartige Formen fand ich besonders ausgeprägt auf jener Seite der Borke alter Eichen, welche durch Neigung des betr. Baumes aus der Verticalen heraus zur weniger belichteten geworden war. Bei etwas stärkerer Neigung wird die Farbe des Thallus sogar fast rein weiss.

Schlussbemerkungen.

Unsere Arbeit hat einen Beitrag zur Erkenntniss des biologischen Verhaltens der Krustenflechten zu einander geliefert. Es ist selbstverständlich, dass sie bei der Mannigfaltigkeit dieser Lichenen nur einen geringen Theil der Phänomene des Zusammenlebens und der Aufeinanderfolge derselben zu beleuchten vermochte. Mehrfach konnten sicherlich interessante Fragen aus Materialmangel nicht zur endgültigen Lösung gebracht werden. Betreffs der Schnelligkeit der in Cap. III und IV besprochenen Ueberwucherungen sind wir auf unsichere Vermuthungen angewiesen.

Ueber die Schnelligkeit des Wachsthums der Flechten in der Natur wissen wir noch recht wenig. Zu derartigen Studien ist es unerlässlich, dass der Beobachter die betreffenden Organismen stets in nächster Nähe hat, um so ihren Fortschritt in regelmässigen, kürzeren Abstanden controliren zu können. Nur wenige Lichenologen sind in dieser glücklichen Lage, und so kommt es denn auch, dass dieser für die Hauptaufgabe der vorliegenden Untersuchungen so wichtige Theil des lichenologischen Forschungsgebietes leider erst wenige Beobachtungen aufzuweisen hat, die dazu auch noch fast sammtlich nur nebenher und deshalb mit einer zwar für eine oberflächliche Orientirung vielleicht vollauf genügenden Genauigkeit angestellt sind. Dieselbe vermag aber den höheren Anforderungen, welche wir im Hinblick auf unsere specielle Aufgabe an derartige Untersuchungen zu stellen haben, nicht zu entsprechen. Trotzdem seien die wenigen Angaben, die ich darüber gefunden, hier zusammengestellt.

1. G. F. W. Meyer, Nebenstunden meiner Beschäftigungen im Gebiete der Pflanzenkunde. Theil I. Die Entwickelung, Metamorphose und Fortpflanzung der Flechten, Goettingen 1825, p. 38—43. (Ob zuverlässig?)

2. G. Bonnier: a) Recherches expérimentales sur la synthèse des Lichens dans un milieu privé de germes (Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'académie des sciences, CIII, 1886, p. 942 ff.); — idem, b) Recherches sur le développement du *Physcia parietina* (ibidem CVII, 1888, p. 142 ff.); — c) Recherches sur la synthèse des Lichens (Ann. sc. nat., VII. Sér., T. IX, p. 1—34). — a) Reinkulturen, durch Zusammenbringen der beiden Componenten der Flechten erhalten, hatten nach mehr als zwei Jahren Apothecien gebildet (*Physcia parietina*, *stellaris* etc.). Mit den Zeitangaben über die allmähliche Entwickelung des von der Spore an bis zur abermaligen Bildung von Ascussporen verfolgten Thallus der *Ph. parietina* in b) sind leider keine genauen Mittheilungen über die Grössenzunahme verbunden.

3. Moeller, Ueber die Cultur flechtenbildender Ascomyceten ohne Algen. Münster 1887. Ferner ders. in Botan. Zeitung, XLVI, 1888, Sp. 425 (hier das langsamste bisher in Flechtenpilzkulturen beobachtete Wachsthum erwähnt: *Collema microphyllum*). Mag auch die Wachsthumsintensität durch die von den gewöhnlichen in der Natur gebotenen Verhältnissen abweichenden Ernährungsbedingungen in den Moeller'schen Reinkulturen der Flechtenpilze modificirt sein, so dass sie nicht direct auf die freie Natur übertragbar ist, so sind doch diese Beobachtungen durch die beständige Aufsicht über die Versuchsobjecte auch für uns werthvoll.

4. Gelegentlich der Untersuchung über das Entstehen des Thallus von *Variolaria amara* aus Soredien hat Darbishire (l. c., p. 658) auch der Wachsthumsintensität Beachtung geschenkt. Soredien, die am 1. Februar 50—60 μ Durchmesser hatten, maassen am 22. August 450 μ im Durchmesser. An diesem Tage wurden sie aus der feuchten Kammer, in der sie bisher kultivirt waren, auf ein Rindenstück versetzt, wo sie sich bis zum Abschluss des Versuches (Ende September) auf 520 μ als grössten Durchmesser ausdehnten.

5. J. Vallot: Sur la vitesse de la croissance d'un lichen saxicole[1]) behandelt eine verhältnissmässig schnellwüchsige Laubflechte (*Parmelia saxatilis*), die er 8 Jahre lang, zuerst in drei, später in fünf Exemplaren beobachtete. Der durchschnittliche jährliche Zuwachs war an der betreffenden, in der Arbeit genauer bezeichneten Localität für den Durchmesser etwa 0,5 cm.

Auch die am Schlusse berührten, ernährungsphysiologischen Fragen können auf dem von uns eingeschlagenen, primitiven Wege nicht erschöpfend behandelt werden. Moeller's Methode der Pilzreinkultur hat den Ausgangspunkt für eine exaktere Durcharbeitung dieses Gebietes zu bilden. Es ist zu erwarten, dass wir durch Variation der Kulturbedingungen Aufschluss darüber erlangen werden, in wie weit sich die verschiedenen Flechtenarten in ihren Ernährungsbedürfnissen unterscheiden und welche Einwirkung die Abweichungen von den gewöhnlichen Lebensbedingungen auf die Form[2]) und die übrigen Lebensäusserungen des betreffenden Organismus haben. Diese Experimente werden ihrerseits wieder ein Streiflicht auf das Wesen des Complex-Organismus, des Consortiums, werfen, das uns besonders bei den höheren Flechten in so überraschender Abgeschlossenheit entgegentritt.

---

1) Revue générale de botanique, VIII, 1896, p. 201, 202.

2) Vergl. p. 55, 56 dieser Arbeit unter *Graphis scripta*, sowie die Bemerkung über *Arthonia vulgaris*, p. 111. Wichtig wäre es in Anbetracht der möglicher Weise dabei hervortretenden Formveränderungen, wenn es gelingen sollte, auch Laub- und Strauchflechten algenfrei zu kultiviren.

Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Athmung der niederen Pilze.

Von

R. Kolkwitz.

Mit Tafel I und II.

Einleitung.

Der Einfluss des Lichtes auf die Athmung lässt sich am besten an Objecten studiren, welche frei von Chlorophyllfarbstoff sind und einen möglichst einfachen Bau besitzen.

Für die Thierphysiologen wird das Studium dieser Frage dadurch besonders erschwert, dass die Thiere sich im Licht und in der Dunkelheit mit verschiedener Lebhaftigkeit bewegen. Wirklich kritische Untersuchungen sind deshalb nur bezüglich des Lichteinflusses auf die Respiration der Schmetterlingspuppen bekannt (cf. die Literaturübersicht No. 42).

Alle Kohlensäure, welche einen saprophytisch lebenden Pflanzenkörper verlässt, gelangt durch Diffusion in die umgebende Luft oder das umspülende Wasser. Wofern man abgeschnittene Theile von Pflanzen (cf. Literaturübersicht No. 1) zu Versuchen benutzt, schafft man an der Schnittfläche Ausflussöffnungen für die Kohlensäure, welche, um die Hälfte schwerer als Sauerstoff, bei reichlicher Production aus diesen Oeffnungen fliesst. Die Binnenluft der verwendeten Pflanzentheile erfährt dadurch eine unnatürliche Veränderung in ihrer quantitativen Zusammensetzung.

Bei den pseudoparenchymatischen Hyphenkörpern der hochdifferenzirten Hutpilze (z. B. *Nolanea pascua*) wie bei den echten Gewebekörpern der höheren Pflanzen finden sich als Luftwege Intercellularräume, welche leicht ihre Weite beim Wechsel von Licht und Dunkelheit ändern können, weil möglicher Weise gleichzeitig Turgorschwankungen eintreten. Die hiermit verbundenen

hler vermeidet man bei Verwendung von Hyphen, welche sich cht zu Knäueln vereinigen, ganz abgesehen davon, dass zu einer nnen Fläche ausgebreitete Zellen vom Licht vollkommner und ne erhebliche Abschwächung desselben durchsetzt werden als mpacte Gewebemassen (cf. Literatur No. 81).

Will man also glatt die Abhängigkeit der physiologischen Verennung vom Lichte messen, so beginnt man am besten mit der ntersuchung von Schimmelpilzen, die zudem gleich im Experientirgefäss gross gezogen werden können, also dauernd in ihrem ährsubstrat bleiben. Hier stört der physikalische Bau des Pflanzenörpers den zu beobachtenden Chemismus am wenigsten.

Leider wirkt das Licht zersetzend auf Substanzen in der Pflanze, elche mit dem Athmungsprocess nichts zu thun haben, als Product hrer Zersetzung aber dasselbe Gas liefern, an welchem wir die Respiration am genauesten zu messen vermögen, nämlich Kohlensäure (cf. Literatur No. 16, 49, 50, 58, 60, 77).

Bekanntlich wird Oxalsäure, ein im pflanzlichen Organismus echt verbreiteter Körper, bei Gegenwart von reducirbaren Substanzen im Lichte zersetzt. Ich überzeugte mich durch besondere Versuche, dass bei den von mir eingehaltenen äusseren Bedingungen von 50 ccm 1,5 $^0/_{00}$ Oxalsäure bei Gegenwart von 9 mg Eisentrichlorid in der Stunde 5 mg Kohlensäure im Lichte entwickelt werden, ja dass selbst ohne Gegenwart von Eisensalz möglichst reine Oxalsäure 2 mg Kohlensäure pro Stunde lieferte.

Soweit die Schwierigkeiten, welche dem Versuchsansteller aus dem Objecte selbst erwachsen. Nichts lässt ahnen, wie grosse Vorsicht eine so einfache Fragestellung auch experimentell erfordert, wenn sie exact erledigt werden soll.

Die Forscher, welche vor mir den gleichen Gegenstand behandelt haben, vermochten nicht ganz die Schwierigkeiten zu überwinden, welche ihnen vor Allem das Constanthalten der Temperatur verursachte. Es darf darum auch nicht sehr überraschen, dass ich durch Verfeinerung der Methode zu wesentlich anderen Ergebnissen gekommen bin. Vergl. die Literaturübersicht No. 77, 2, 4, 5, 8, 9, 10, 18, 20, 23, 24, 25, 30, 31, 42, 44, 45, 47, 48, 52, 54, 55, 57, 58, 59, 62, 70, 71, 74, 76, 87.

Wenn ich auch zu dem Resultat gelangt bin, dass das Licht den Athmungsprocess schwach beschleunigt, so beabsichtige ich dadurch nichts zur Lichtschirmtheorie Pringsheim's (cf. Literaturübersicht No. 22, 83) beizutragen, erstlich, weil ich Chlorophyllpflanzen

nicht untersucht habe und dann, weil auch langwelliges Licht die Athmung fördert (vergl. Taf. I, Kurve 10 u. 13).

Die Chemiker sagen, dass im Allgemeinen nur die Reductionsprocesse, nicht Oxydationsvorgänge, vom Licht beeinflusst werden. Wenn diese Beeinflussung nun bei der Pflanzenathmung doch geschieht, so scheint mir darin nichts Merkwürdiges zu liegen, weil ein so universeller und zugleich so verwickelter Process wie die Athmung offenbar von jedem Wechsel der äusseren Verhältnisse betroffen werden wird. Bei höheren Pflanzen, deren Körper eine weit durchgeführte Arbeitstheilung aufweist, kann wenigstens die Athmung einzelner Organe diesem Einflusse anheimfallen.

Methodisches.

Da die vorhandene botanische (cf. Literatur No. 78) sowohl wie thierphysiologische Literatur eine Beschreibung von ganz fehlerfrei arbeitenden Athmungsapparaten nicht liefert, musste mein Hauptaugenmerk auf die Verbesserung der Methoden gerichtet sein. Diese Studien wurden mir durch die weitgehende Unterstützung von seiten meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Prof. Dr. Kny, so sehr erleichtert, dass mir kein Hilfsmittel, welches Berlin bieten konnte, verschlossen blieb. Sehr willkommen war mir bei meinen Untersuchungen der Anschluss des Botanischen Institutes an die städtischen Elektricitätswerke.

Herr Prof. Dr. Börnstein, Director des physikalischen Institutes der Kgl. Landwirthschaftlichen Hochschule, gestattete mir die Benutzung zahlreicher werthvoller Apparate, Herr Prof. Dr. Zuntz war mir stets durch seine reichen Erfahrungen auf dem Gebiete der Thierphysiologie zur Seite, und mein ehemaliger College, der Physiker Herr Dr. Edler, hatte die Güte, meine Constructionen fast täglich einer kritischen Besichtigung zu unterziehen.

Allen diesen Herren bin ich für ihre förderliche Hilfeleistung zu wärmstem Danke verpflichtet, Herrn Prof. Dr. Kny im Speciellen noch für die Güte, mich während der langen Dauer meiner Untersuchungen von dem grössten Theile meiner Assistentenpflichten zu befreien.

Im Princip bediente ich mich der Pettenkofer'schen Methode (cf. Literatur No. 3), wonach zu den Versuchsobjecten kohlensäure-

freie Luft zugeführt wird, welche nach dem Passiren des Gefässes die dort aufgenommene Kohlensäure in genügend langen Absorptionsröhren an Barytlauge abgiebt.

Rischawi (Literatur No. 11) hat durch einige Aenderungen diese Pettenkofer'schen Röhren noch etwas handlicher zu gestalten gewusst.

Die gesammte Literatur, welche für die hier zu behandelnden Fragen in Betracht kommt, ist am Schlusse der Arbeit zusammengestellt und besprochen worden.

Da in unserem Falle titrimetrische Methoden eine feinere Analyse gestatten als Bestimmungen mit der Waage oder dem Eudiometer, so bestimmte ich nur die ausgeathmete Kohlensäure, nicht den aufgenommenen Sauerstoff oder die erzeugte Wärme.

Diese Mengen der Kohlensäure können bis auf $^1/_{60}$ mg genau gemessen werden. Die theilweise zu Carbonat neutralisirte Barytlauge wurde durch Oxalsäure titrirt, wobei Phenolphthalein als Indicator diente.

Alle Pflanzenphysiologen vor mir haben den Luftstrom durch den Apparat gesogen. Ich fand, dass es weit grössere Vortheile bietet, ihn durchzudrücken (cf. Literatur No. 3).

Denn selbst bei Verwendung einer grossen Saugflasche, die nach dem Mariotte'schen Princip construirt war, deren Luftverdünnung ich ausserdem durch einen elektrischen Regulator am Manometer constant hielt, liess der Luftstrom mit der Zeit an Geschwindigkeit nach.

Beim Durchdrücken der Luft verfuhr ich in folgender Weise: Ein unter einem Druck von ca. 100 Atmosphären mit 1000 bis 1100 Litern Luft gefüllter Stahlcylinder (vergl. Taf. II, Fig. G No. 1) wurde mit einem Reducirventil versehen, welches $^3/_4$ Atmosphären anzeigte. (Bezogen von Dr. Th. Elkan, Berlin, Tegelerstr. 15.)

Da ein Druck von 11—17 cm Wasser, wie das Manometer (vergl. dieselbe Figur bei *m*) anzeigte, genügte, um die Widerstände im Respirationsapparat zu überwinden, so musste der Druck des Reducirventils noch wesentlich vermindert werden. Ich wählte denselben in diesem Ventil absichtlich $^3/_4$ Atmosphäre stark, weil so etwaige Schwankungen desselben procentisch geringer sind als bei niedrigerem Druck. Die ausströmende Luftmenge ist fast direct proportional dem Druck.

Geschah die Verminderung der Druckhöhe durch Verschnürung mittelst des am Ventil befindlichen Metallhahnes, so nahm die

Ausströmungsmenge zu, bei Verwendung eines Mikrometerquetschhahnes, der einen Gummischlauch zusammenpresste, dagegen ab. Jede geringe Aenderung in der Weite der Verschnürung beeinflusst die Ausströmungsgeschwindigkeit erheblich, weil diese der vierten Potenz des Radius der Oeffnung, abgesehen von deren räumlichen Form, direct proportional ist.

Um Constanz im Gasstrom zu erzielen, stellt man sich eine feine, Bruchtheile eines Millimeters betragende Oeffnung dadurch her, dass man ein beliebiges Glasrohr am Ende bis auf ein winziges Loch zuschmilzt. Die Ausflussmenge bleibt dann bis auf gelegentliche und unwesentliche Schwankungen von 40—60 ccm pro Stunde constant. Je nachdem man ein geeignetes Glasrohr einschaltet, hat man es in der Hand, zu jeder gewünschten Zeit 3 l, 4 l, 5 l etc. pro Stunde ausströmen zu lassen. Es ist darauf zu achten, dass das Flügeldruckventil des Stahlcylinders weit geöffnet wird.

Ich konnte ganz nach Wunsch auch beliebig zusammengesetzte Gase verwenden, welche mir Herr Dr. Elkan in besonderen Stahlcylindern lieferte. Ausserdem war ich unabhängig von dem Ozon, welchen die von mir benutzte elektrische Bogenlampe in der Zimmerluft erzeugte.

Die austretende Luft durchstrich zwei U-förmig gebogene mit Bimssteinstückchen gefüllte Glasröhren (vgl. Taf. II, Fig. G, No. 3).

Um die Kohlensäure der Luft zu absorbiren, waren diese Bimssteinstückchen mit conc. Kalilauge, d. h. 56 procentiger entsprechend dem Molekulargewicht, getränkt. Es ist nicht zu empfehlen, feste Stückchen von Kalilauge zu verwenden, weil diese nach Aufnahme von Feuchtigkeit leicht zusammenbacken und ein Verstopfen der Röhren herbeiführen können.

Die Absorption durch diese beiden U-Röhren ist so wirksam, dass Tausende von Litern Luft sie durchstreichen können, ehe die Lauge neutralisirt ist.

Der Abschluss der U-Röhren geschieht am besten durch Gummistopfen, welche durch Glycerinverschlüsse gesichert sind (vergl. Taf. II, Fig. D u. Fig. G, No. 3).

Man wähle die U-Röhren aus starkem Glase, weil man in diesem Falle die Gummistopfen recht fest eindrücken kann, ohne Gefahr zu laufen, das Glas zu zerbrechen.

Den U-Röhren folgt eine kleine gleichfalls durch Glycerin verschlossene Pettenkofer-Röhre (Taf. II, Fig. G, No. 5), welche mit klarer Barytlösung gefüllt ist, um eine Controle zu haben, dass die

mit Alkali getränkten Bimssteinstückchen noch absorbiren, und um die Luft noch mehr mit Feuchtigkeit zu beladen. Es sei hier nebenbei bemerkt, dass nach den Erfahrungen im technischen Grossbetrieb die Kohlensäure unter Druck besser absorbirt wird als beim Saugen.

Das Glasrohr, welches das zweite U-Rohr mit dem Barytgefäss verbindet, ist im Bogen hoch nach oben gekrümmt (No. 4), damit nicht bei Gelegenheit ein Theil der Barytlauge in das mit Bimsstein gefüllte Rohr steigt.

Die mit Wasserdampf gesättigte Luft, welche jetzt nur noch aus Sauerstoff und Stickstoff besteht, durchstreicht nun ein langes Rohr, in welchem sie auf die im Kulturgefäss herrschende Temperatur vorgewärmt wird. Von diesem und der Heizvorrichtung soll später die Rede sein.

Das Ausführungsrohr (No. 16 der Figur), welches die von den Pilzen kommende, mit Kohlensäure beladene Luft zu den Messröhren No. 17 und 18 führt, steigt am besten erst ca. $^1/_3$ m empor, denn wenn man bei höheren Temperaturen arbeitet, condensirt sich beim Abkühlen ein Theil des Wasserdampfes, der zurückfliessen muss.

Es ist sehr vortheilhaft, das Zugangsrohr (No. 16) durch Anschmelzen zu verzweigen und zwar in drei Arme, von denen zwei zu die abwechselnd in Benutzung kommenden Pettenkofer-Röhren führen, während der dritte als eine öfters nützliche Ausführungsöffnung für gewöhnlich geschlossen bleibt (No. 20). Während die Barytlauge der einen Röhre die ausgeathmete Kohlensäure absorbirt, wird die andere gereinigt und frisch gefüllt, damit bei häufigem Wechseln der Röhren (z. B. alle 10 Minuten) der Versuch keine Unterbrechung und der Luftdruck im Innern keine Veränderung erfährt.

Es ist aus Bequemlichkeitsrücksichten sehr zu empfehlen, die Einführungsröhren in die Pettenkofer'schen Röhren mit dem Ausgangsrohr (No. 16) des Kulturgefässes durch nicht zu kurze Gummischläuche zu verbinden und den Verschluss durch Quetschhähne mit Mikrometerschrauben zu vermitteln.

Die Befürchtung, dass durch Diffusion aus der umgebenden Luft Kohlensäure in die Innenluft des Apparates gelangen könnte, ist, zumal wenn man unter Druck arbeitet, völlig unbegründet, denn wiederholte Versuche haben mir gezeigt, dass beim Fehlen einer Pilzkultur der Luftstrom stundenlang den Apparat passiren kann,

ohne dass sich beim Titriren der Barytlauge Kohlensäure nachweisen lässt.

Glashähne zum Absperren zu benutzen, ist theuer und unbequem.

Es ist nicht nöthig, nach Art der Thierphysiologen das Einmündungsrohr in die Barytlauge mit einem Stückchen Gummischlauch zu versehen, weil auch ohne ein solches kein Verstopfen durch Baryumcarbonat eintritt.

Oben an der Kugel des Rohres, die auch durch eine schenkelförmige Biegung desselben ersetzt werden kann, befindet sich ein gläsernes Ansatzstück zum Einfüllen der Barytlauge (x der Figur). Damit während des Einmessens die dabei verdrängte Luft austreten kann, wird das Einfüllrohr zweckmässig mindestens viermal weiter im Durchmesser gewählt als die Ausflussspitze der Pipette (No. 23), welche zum Einfüllen der Lauge dient. Der Verschluss der Ansatzröhren geschah sehr einfach durch kleine Gummistopfen (vergl. die Abbildung).

Am anderen Ende der Pettenkofer-Röhren, nach unten gerichtet, finden sich die 2—3 mm im Lichten messenden Röhren, welche zum Abfüllen der Lauge dienen. Ihr Verschluss ist leicht durch ein Stückchen Gummischlauch zu erreichen, in welchen man ein kurzes, solides Glasstäbchen einschiebt.

Hat die Pettenkofer-Röhre eine Länge von ca. 1 m und einen lichten Durchmesser von 1,2 cm bei einer möglichst starken Wanddicke, so kann man sicher sein, dass selbst bei intensiver Athmung bereits auf halbem Wege die Kohlensäure absorbirt ist, selbst wenn die Luftbläschen von wechselnder Grösse sind, ein Umstand, der auf das bessere Durchrühren der Luft im Kulturgefäss nur günstig wirken kann.

Im Uebrigen ist es ein Leichtes, durch eine geeignete Verschnürung an der Stelle, wo die Luft den Apparat verlässt (No. 22), einen ganz regelmässigen Gang der Luftbläschen zu erreichen. Wenn nämlich die Luft verhindert wird, ruckweise auszuströmen, sorgt die Capillaritätsconstante schon dafür, dass die Luftblasen im richtigen Maass und Tempo abgeschnürt werden.

Zur grösseren Sicherheit kann man, wie ich es öfters gethan habe, hinter die langen Röhren noch ein Controlgefäss einschalten.

Die Neigung der Pettenkofer-Röhren zum Horizont ist aus der Abbildung zur Genüge ersichtlich. Die zweite Röhre ist ab-

sichtlich etwas zu hoch gehoben, damit sie durch die vordere Röhre nicht verdeckt wird.

Ehe die Luft in die Atmosphäre des Zimmers ausströmt, wird sie zur Controle gemessen, einmal deshalb, weil dadurch eventuelle Undichtigkeiten und überhaupt Störungen leicht erkannt werden können, und dann, weil damit auch Irrthümer in der Zeit ausgeschlossen werden.

Die diesem Zwecke dienende Gasuhr (No. 22) (von S. Elster in Berlin) bot einen Widerstand von 2 mm Wasser und gestattete ein bequemes Ablesen von 10 ccm.

Das Kulturgefäss und der Thermoregulator.

Die von den Versuchspilzen ausgehauchte Luft soll möglichst schnell und vollkommen aus dem Kulturgefäss fortgeführt werden, damit keine Anhäufung von Kohlensäure stattfindet, die etwa Erstickungserscheinungen an den Pilzen zur Folge haben könnte (cf. Literatur No. 67).

Erste Bedingung bei der Construction eines Kulturgefässes ist also kleiner Inhalt, aber gleichzeitig auch grosse Oberfläche, damit eine breite dünne Schicht möglichst wirksam vom Licht beschienen werden kann. Es ergab sich somit von selbst, ein Gefäss von der in Fig. E und F auf Taf. II abgebildeten Form zu wählen. Eine grössere Anzahl solcher schwierig herzustellenden Gläser ist mir ganz meinen Zwecken entsprechend von der Firma Alt, Eberhardt & Jäger in Ilmenau i. Th. geliefert worden.

Da Glas einen hohen Absorptionscoëfficienten für ultraviolette Strahlen besitzt, so war es erwünscht, dem Glase keine zu grosse Stärke zu geben (ca. 1—1,5 mm). Hielt man ein Ansatzrohr des Gefässes zu und blies mit dem Munde ein wenig in das andere hinein, so konnte man bei meinen Gefässen fühlen, wie beide Flächen derselben, Boden und Decke, sich vorwölbten.

Das Sterilisiren der Gefässe geschah mittelst heissen Dampfes. Man kann auch, wenn man einen genügend grossen Schrank zur Verfügung hat, trocken sterilisiren.

Verschliesst man die Oeffnungen des zu erhitzenden Gefässes mit entfetteter Watte, so saugt diese sich mit Wasser voll und bildet, zumal wenn der Bausch etwas fest eingepasst ist, leicht einen massigen Pfropf. Es kann dann die im Innern befindliche

feuchte Luft an ihrer Ausdehnung verhindert werden und ein Zerspringen der Glaswände verursachen. Man verwende also die bräunliche, nicht entfettete Watte und stecke sie nur locker ein.

Füllt man ein solches Gefäss mit Salmiaknebel durch Zusammengiessen von Salzsäure und Ammoniak, so wird man zu seiner Ueberraschung sehen, dass beim Saugen der Luftstrom geradwegs durch die Mitte von einer Mündung zur andern geht, während rechts und links in den Ausbuchtungen des Gefässes nur Wirbel entstehen, welche kreisen, aber nicht rasch verschwinden. Aehnlich wird sich die Erscheinung auch mit der Kohlensäure verhalten.

Etwas günstigere Resultate wird man, wie auch der Versuch lehrte, beim Durchdrücken der Luft erzielen, weil hier der eintretende Strom keine Direction nach der anderen Oeffnung erfährt. In diesem Falle werden, wie im Wasser geöffneter Schleusenwehre, rücklaufende Ströme entstehen. Aber auch so wird der weisse Dampf aus den seitlichen Buchten nicht gleichmässig entfernt.

Sehr vollkommen geschieht dies durch ein schlitzförmiges Mundstück aus Glas, wie es in Fig. C, Taf. II abgebildet ist. Wenn dasselbe in der Mitte etwas verengt ist, mittelst eines Stückchens Kautschukschlauch angeschlossen und durch Blumendraht geeignet gerichtet wird, kann man leicht erreichen, dass die weissen Salmiakwolken in der ganzen Breite des Gefässes glatt und gleichmässig hinausgetrieben werden.

Enthält die Kulturflüssigkeit Schleim, wie z. B. bei *Micrococcus prodigiosus*, so darf das Ansatzstück nicht darin eintauchen, weil sonst Schaumblasen entstehen.

Ich habe auch verschiedene Metallkulturgefässe mit durch Gummiring und Klammern aufgedichteter Glasscheibe sehr eingehend durchprobirt, mich aber überzeugt, dass die Glasgefässe bei Weitem vorzuziehen sind.

Um eine Methode ausfindig zu machen, durch welche das Kulturgefäss stets auf constanter Temperatur erhalten werden konnte, habe ich viel Mühe aufwenden müssen.

Der Anschluss an die städtischen Elektricitätswerke gestattete die Benutzung der Elektricität als Heizquelle und es stellte sich bald heraus, dass mit deren Hülfe leicht eine für physiologische Zwecke als völlig constant zu bezeichnende Temperatur beliebigen Grades über Zimmerwärme sich herstellen liess.

Ein Eisenblechkasten (cf. Taf. II, Fig. G, oberhalb No. 15) von 33,5 cm Länge, 18 cm Breite und 15 cm Höhe wurde mit zwei senkrecht zur Längsrichtung horizontal über dem Boden verlaufenden Blechröhren versehen, in welche je eine elektrische Birne (110 Volt, 110 Ohm, 32 Kerzen) von einer Seite eingeschoben werden konnte. Das andere Ende der Röhren war durch die Gefässseitenwand verschlossen.

Diese beiden Lampen dienten zum Heizen der im Blechkasten befindlichen ca. 6 l Wasser und waren, parallel geschaltet, durch Porzellanstative auf ein Brett geschraubt, welches einer Seite des Kastens dicht anlag und gleichzeitig zum Isoliren der Wärme und Abhalten der Lichtstrahlen, welche von den Glühlampen ausgingen, diente.

Diese Lampen waren, wie ersichtlich, innerhalb der Blechröhren von Luft umgeben, welche ihrerseits das Wasser erst erwärmte. Die luftleeren Birnen direct mit dem Wasser in Berührung zu bringen, bietet keine Vortheile von Bedeutung, wohl aber Unbequemlichkeiten schon wegen des Leuchtens der Lampen.

Diese Birnen erwärmen in etwa $^3/_4$ Stunde das Wasser des Kastens um einige 30° C. und würden die Erhitzung bis 100° C. weitertreiben, wenn nicht ein Regulator für rechtzeitiges Erlöschen der Lampen sorgte.

Dieser Regulator wird am zweckmässigsten aus Glas gefertigt und für Temperaturen unter dem Siedepunkt des Aethers (35° C.) mit diesem, sonst mit Alkohol gefüllt. Ausgedehnte Versuche brachten mich zu der Ueberzeugung, dass Metallregulatoren und solche, die mit Dämpfen von Alkohol oder Aether gefüllt sind, viele Schattenseiten haben. (Das Metall hat einen grossen Ausdehnungscoëfficienten, lässt sich mit Glascapillaren nur durch Gummischläuche verbinden, erhält Beulen, Gasdämpfe sind vom Barometerdruck abhängig, gestatten einen Auftrieb durch das Wasser etc.)

Der in Fig. A, Taf. II abgebildete Regulator wurde aus einem 170 cm langen, 6 mm im Lichten weiten Rohr aus leicht schmelzbarem Glase von 1 mm Wandstärke hergestellt. Der U-förmig gebogene Schenkel ist mit reinem Quecksilber gefüllt und mündet in eine sorgfältig mit Salpetersäure ausgewaschene angeschmolzene Glascapillare von höchstens $^1/_2$ mm grossem inneren Durchmesser. In diese Capillare wird ein Platindraht eingeschmolzen und von oben ein anderer von möglichster Feinheit hineingesteckt.

Erwärmt sich das umgebende Wasser, so beginnt der Aether oder Alkohol (bei beiden sind specifische Wärme, Wärmeleitungsvermögen und Ausdehnungscoëfficient für unsere Zwecke günstig) sich auszudehnen und das Quecksilber in die Capillare zu treiben. In dem Augenblick, wo es die Spitze des hineingesteckten Platindrahtes berührt (vergl. Taf. II, Fig. H), wird ein Strom *(cdef)* geschlossen, der durch die Drahtspiralen eines Wagner'schen Hammers geht und seine elektromotorische Kraft von einem 2 Volt-Accumulator bezieht (sogenanntes Telegraphenelement von der Accumulatoren-Gesellschaft Hagen i. Westf.). Dadurch wird der Anker des Hammers angezogen, und der Lampenstrom der Hauptleitung *(aa'bb')*[1]) unterbrochen, weil der Hammer als Relais (Literatur No. 75, p. 325) wirkt. Der Accumulator musste etwa alle 4 Wochen neu geladen werden.

Beim Anziehen des Ankers entsteht an der Contactspitze *s* wegen der enormen Spannung (110 Volt bei geringem Widerstand) der städtischen Leitung ein so starker Unterbrechungsfunken, dass das Metall des Hammers leidet. Es musste deshalb die Nebenleitung *(n, n')* mit einer 16kerzigen Lampe (Fig. G, No. 12) von 200 Ohm Widerstand abgezweigt werden, um die Schraubenspitze von einem Theil des Starkstromes zu entlasten. Verlöschten also die Heizlampen, so brannte diese Widerstandsbirne d. h. ein stark geschwächter Strom *aa'bnn'b'* passirte noch die unteren Lampen.

Dadurch war gleichzeitig der Vortheil erreicht, dass die durch das Aufleuchten und Erlöschen der Birnen verursachte grosse Temperaturdifferenz auf ein milderes Maass herabgedrückt wurde. Man kann es sogar so einrichten, dass die Heizung angenähert soviel Wärme durch die Nebenleitung zuführt als der mit Filz umkleidete Blechkasten verliert. Der Regulator tritt dann nur in grösseren Zeitabständen in Function.

Je nach der Füllung mit Alkohol oder Aether betragen die Temperaturschwankungen der 6 l Wasser nur $^1/_{10}$—$^1/_{30}{}^0$ C. (cf. Literatur No. 41, 88).

Die Nebenleitung hat noch den Vorzug, dass sie das Hinaustreiben des Quecksilbers aus der Capillaren beim plötzlichen Anzünden der Lampen verhindert (dadurch würde der Regulator auf successiv höhere Temperaturen gestimmt).

---

1) Die Verbindung zwischen *b* und *b'* wird durch das Metall des Hammers vermittelt.

Man thut gut, den Blechkasten aus einem Metall zu wählen, welches durch Quecksilber nicht amalgamirt wird, oder ihn innen wenigstens zu paraffiniren.

Der Glasregulator wird über die beiden horizontalen, die elektrischen Lampen enthaltenden Blechröhren gelegt (cf. Fig. H), von diesen nur durch je eine Glasplatte getrennt, damit diese als schlechte Wärmeleiter die directe Uebertragung der durch die Lampen bedingten, plötzlichen Temperaturschwankungen auf den Regulator verhindern.

Neuere Arbeiten in der Chemie (Literatur No. 63) haben den Begriff der Umwandlungstemperatur eingeführt. Etwas über 27° C. wird aus den beiden einzelnen Bestandtheilen, dem Rechts- und Linkstartrat, das Racemat gebildet und umgekehrt beim Sinken der Temperatur. Aehnlich ist es bei Magnesiumsulfat und Natriumsulfat, die oberhalb 21° C. ein Doppelsalz bilden. Da ähnliche Vorgänge sich auch im Pflanzenkörper abspielen können, soll die Temperatur möglichst constant gehalten werden.

Es ist nöthig, dass die in das Kulturgefäss einströmende feuchte Luft zuvor auf die im Pilzmycel herrschende Temperatur erwärmt werde. Dazu dient ein unmittelbar über den Heizröhren liegendes, hin- und hergebogenes Glasrohr von 160 cm Länge, 5 mm Innenweite und 1 mm Wandstärke.

Das Kulturgefäss muss rings von Wasser umgeben sein, wenn es dessen Temperatur annehmen soll. Es darf aber auch nicht zu tief in das Wasser eingesenkt werden, weil sonst das Licht zu viel an Intensität und ultravioletten Strahlen verliert. Aus diesem Grunde stehen die beiden Ansatzstücke der gläsernen Kulturgefässe über das Wasser empor (vergl. Fig. G). Für das die Luft zuführende Ansatzstück des Kulturgefässes wäre es vortheilhafter, wenn es nach abwärts in das Wasser gebogen wäre. Diese Formänderung würde aber beim Sterilisiren und Herstellen der Kultur unbequeme Nachtheile haben.

Sobald das Vorwärmrohr aus dem Wasser wieder in die Luft tritt, um an den Kautschukpfropfen des Einmündungsrohres angeschlossen zu werden, giebt es unfehlbar einen Theil seiner Wärme ab. Um dies zu vermeiden, stülpte ich an dieser Stelle ein mit Asbest rings umgebenes Becherglas (No. 7 der Figur) über, welches durch Einsaugen mit dem Heizwasser gefüllt wurde.

So hatten denn Pilzkultur und durchströmende Luft stets die gleiche und constante Temperatur.

Der Ausgangsstopfen enthielt ein Thermometer, welches nicht so tief in den Hals des Gefässes hineingesteckt werden durfte, dass es die vom Wasser umspülte Glaswand berührte; dann nahm es natürlich die Temperatur des Wassers an. Es durfte aber mit seiner Kugel auch nicht fast im Gummistopfen verborgen sein, weil dann die zugeführte Luft einen Theil ihrer Wärme bereits wieder abgegeben hatte, sondern es musste, um richtig anzuzeigen, so tief hineinragen, dass es unter dem Niveau des Wassers, aber rings nur von Luft umgeben war. Später liess ich dieses Thermometer fort und maass nur noch die Temperatur des Wassers, welche bei meiner Versuchsanordnung mit derjenigen der Kultur übereinstimmt.

Da die 300—400 ccm (ohne Pilze) fassenden Kulturgefässe gerade in den Blechkasten hineinpassten, so war die über ihrer Fläche stehende ca. ½ cm hohe Wasserschicht die bei der Wärmeabgabe fast allein in Betracht kommende, und es lag die Gefahr nahe, dass diese Schicht schneller Wärme abgab als solche zugeführt wurde.

Deshalb war ein Rührwerk (Fig. B, Taf. II) erforderlich, welches das Wasser durchrühren und über das Glasgefäss forttreiben sollte. Dieses Rührwerk wurde mit Hilfe einer Rabe'schen Turbine durch den Druck der Wasserleitung getrieben.

Die Abbildung auf Taf. II, Fig. B bedarf keiner weiteren Erläuterung; man sieht sofort, dass die Excenterscheibe beim Umdrehen die durchlöcherte Blechscheibe im Kasten auf- und abwärtsbewegen muss. Ohne Rührwerk differirt die Temperatur des über dem Kulturgefäss stehenden Wassers von dem übrigen um etwa 1°, mit Rühren um 0,04° C. Die sehr geringen Erschütterungen durch das Rühren sind belanglos (cf. No. 79, 86).

Es leuchtet ein, dass durch die vorher beschriebenen Einrichtungen der Apparat einen hohen Grad von Präcision erreicht hatte.

Verschieden weit mit Quecksilber gefüllte Regulatoren ermöglichten die Herstellung verschiedener Temperaturen.

Der die Kulturen enthaltende Blechkasten war von einem Holzgestell umgeben (vergl. Fig. G), welches sich mit Teppichen so dicht benageln liess, dass die Kulturen gut verdunkelt waren. Natürlich mussten kleine Oeffnungen für den Durchtritt der Zu- und Ableitungsrohre und für den Hebel des Rührwerkes freigelassen werden.

Um mich jederzeit von der constanten Temperatur des Heizwassers überzeugen zu können, benutzte ich ein fast $1^1/_4$ m langes Thermometer *(t)*, welches unten in das Wasser eintauchte, oben aber über den Dunkelraum hinaus in der Luft frei sichtbar war.

Die Herstellung der Kulturen.

Ich zog mir von Schimmelpilzen und Bakterien zahlreiche Reinkulturen in Reagenzgläsern auf Agar und Gelatine und benutzte von diesen *Mucor* sp., *Penicillium* sp., *Aspergillus niger*, *Oidium lactis*, *Micrococcus prodigiosus* und *Proteus vulgaris*.

Die Kulturen wurden durch mehrmaliges Ausgiessen in Petri-Schälchen aus einer Zelle hergestellt und dann als Strichkultur auf Pflaumendecoctgelatine, Pflaumendecoctagar, Malzgelatine, Malzagar, Fleischbouillon, Fleischagar, Kartoffel etc. in die Reagenzgläser übergeimpft.

Die Nährflüssigkeiten, welche für die Aufzucht im Grossen in meinen Kulturgefässen bestimmt waren, wurden in gewöhnliche 100 ccm fassende Medicinflaschen gefüllt, meistens in Quantitäten von 30—50 ccm. Für *Penicillium* und *Aspergillus niger* benutzte ich meist die Raulin'sche Nährlösung: cf. Literatur No. 6.

Wasser	1500	g
Rohrzucker	70	„
Weinsäure	4	„
Ammoniumnitrat . .	4	„
Ammoniumphosphat .	0,60	„
Kaliumcarbonat . .	0,60	„
Magnesiumcarbonat .	0,40	„
Ammoniumsulfat . .	0,25	„
Zinksulfat	0,07	„
Eisensulfat	0,07	„
Kaliwasserglas . . .	0,07	„

In anderen Fällen verwendete ich die im Wesentlichen von Diakonow vorgeschlagene Nährlösung: (Deutsche Botanische Gesellschaft (Bd. 5, p. 116).

5% Chinasäure (unvergährbar).
2% Pepton.
0,75 gr. Monokaliumphosphat.

0,5 g Ammoniumnitrat.
0,25 „ Magnesiumsulfat.
0,05 „ Chlorcalcium.
500 „ Wasser.

Vergl. ferner die Literaturübersicht No. 38, 39, 40.

Unter den üblichen Vorsichtsmassregeln, welche das Abhalten fremder Keime bezweckten, wurde aus den Reagenzgläsern Sporenpulver oder Bakterienmasse in die Medicinflaschen geschüttet, durch Schwenken untergemischt, gleichmässig vertheilt und dann ihr Inhalt in die sterilisirten Kulturgefässe übertragen, in welchen bei 20° bis 40° C. meist schon in 24 Stunden die ersten Anzeichen der entstehenden Reinkultur bemerkbar wurden.

Da die Schimmelpilz-Nährlösungen sehr sauer reagirten und die aufkeimende Masse reiner Sporen sehr bald die ganze Oberfläche der Flüssigkeit überzog, war etwaige Infection durch Bakterien wenig zu befürchten.

Ich habe mich auch durch Ausgiessen in Petri-Schälchen davon überzeugt, dass in der rückständigen Kulturlösung keine Bakterien wuchsen, sogar nicht einmal *Aspergillus* mehr, weil dieser Pilz unter seinen eigenen Stoffwechselproducten Substanzen erzeugt, welche ihn schädigen.

Art der Nahrung, Grad der Erschöpfung des Kulturmediums, Zustand und Alter der Kultur selbst haben natürlich grossen Einfluss auf die Intensität der Athmung und den Verlauf deren Kurven. Man vergleiche bezüglich dieser Punkte die Kurven 1 und 2 auf Taf. I.

Die Lichtquelle.

Zum Beleuchten benutzte ich fast ausschliesslich eine Bogenlampe, deren elektromotorische Kraft durch Beruhigungswiderstände von 110 Volt auf 45 Volt herabgedrückt war, während die Stromstärke 20 Ampère, das höchste für meine Lampe zulässige Maass, betrug.

Diese stärkste und der Sonne ähnlichste aller künstlichen Lichtquellen steht im Gegensatz zum Sonnenlicht jederzeit zur Verfügung, besitzt eine grosse Helligkeit und wechselt bei ruhigem Brennen wenig in der Intensität (cf. Literaturübersicht No. 7, 17, 33, 65, 68, 69, 89).

Das directe Sonnenlicht, welches auf eine senkrecht zu den Sonnenstrahlen liegende Fläche fällt, ist von der Grössenordnung

von ca. 30000—60000 Meterkerzen, hängt im Uebrigen aber sehr von Sonnenhöhe und Klarheit der Luft ab.

Ich verdanke diese und andere werthvolle Angaben einer mir freundlichst gemachten, brieflichen Angabe des Herrn Prof. Dr. Leonhard Weber in Kiel (cf. Literatur No. 34, 68, 69).

Auch die Farbe der Sonne ist mit deren wechselnder Höhe erheblichen Schwankungen unterworfen; die untergehende Sonne ist z. B. roth.

Eine Bogenlampe gewöhnlicher Construction beleuchtet in 1 m Abstand eine senkrecht dazu gelegene Fläche mit einer Beleuchtungsstärke (inducirter Helligkeit) von ca. 1000 Meterkerzen. Indessen lässt sich diese Intensität durch geeignete Reflectoren erheblich steigern. So benutzte ich einen 25 cm weiten und 13 cm tiefen parabolischen Metallspiegel (cf. Taf. II, Fig. G), welcher das Licht so stark zu sammeln vermochte, dass bereits das Blenden des Auges beim Betrachten einer weissen mit diesem concentrirten Licht senkrecht beschienenen Fläche genügte, um zu beweisen, dass die Intensität des Sonnenlichtes mehr als genügend erreicht war (cf. Literatur No. 28). Durch Auswechseln dieses Parabolspiegels gegen einen Blechreflector anderer Construction (cf. No. 72) konnte ich die Intensität leicht abschwächen und variiren.

Photometrische Messungen bezüglich der Intensität habe ich nicht angestellt (cf. Literatur No. 66).

Bei der Construction der zu meiner Verwendung stehenden Bogenlampe mit constantem Brennpunkt habe ich die Kulturen niemals direct von oben, sondern nur unter einem Winkel von ca. 60° C. zu beleuchten vermocht. Man darf aber nicht vergessen, dass das Licht durch eingeschaltete Glasplatten und Flüssigkeiten noch mehr gebrochen wurde und eine weitere Concentration noch durch Wassertröpfchen erfuhr, welche sich unvermeidlich an der Decke des Kulturgefässes condensirten.

Um mir ein Licht zu verschaffen, mit welchem ich auch von oben beleuchten konnte, habe ich eine elektrische Kerze (cf. Literatur No. 75, p. 328, System Jablochkoff) mit Homogenkohlen probiert, jedoch schliesslich wegen der Unbequemlichkeit, welche mir die Benutzung einer Wechselstrommaschine verschaffte, auf den Vortheil verzichtet, eine leichttransportable und verstellbare Lampe zu haben. Die Benutzung eines Scheinwerfers hätte die Kosten nicht aufgewogen.

Das Bogenlicht besitzt dieselben Spectralfarben wie das Sonnenlicht; verschieden gefärbte Gegenstände erscheinen deshalb sowohl im Sonnen- wie Bogenlicht gleich hell. Aber die Menge des kurzwelligen Lichtes überwiegt beim Bogenlicht. Diese Eigenschaft war mir sehr erwünscht, denn durch das Heizwasser und das Glas der Gefässe geht ein Theil der ultravioletten und violetten Strahlen verloren, so dass möglicher Weise das so filtrirte Licht, wenn es zur Pilzkultur selbst gelangt, annähernd die gleiche Menge kurzwelligen Lichtes haben kann wie das freie Sonnenlicht im Maximum.

Putzte ich den Metallspiegel mit milden Mitteln, um Schrammen zu vermeiden, so konnte ich wegen der Reflexion eine grössere Menge kurzwelliger Strahlen auf die Kulturen werfen, als ohne Reflector. Andererseits vermochte ich durch Einschalten einer Lösung von saurem schwefelsaurem Chinin den überwiegend grösseren Theil des ultravioletten Lichtes abzufangen.

Eine Fensterscheibe aus ganz schwach grünlichem Glase genügte, um die Wärmestrahlen hinlänglich abzuhalten. Bei Verwendung von mit ausgekochtem Wasser gefüllten, parallelwandigen Cüvetten wurde mit der Wärme auch ein Theil der ultravioletten Strahlen absorbirt.

Eine spectroskopisch geprüfte Lösung von Kaliumbichromat liess nur den schwach brechbaren Theil des Spectrums von roth bis einschliesslich grün passiren (cf. Literatur No. 64, 83, 85).

Ich arbeitete mit Vorliebe bei einer Temperatur von ca. 40° C., weil in diesem Falle die Luft in meinem durch Tuch abgeschlagenen Raume sich durch Wärmeabgabe seitens des Blechkastens gleichfalls auf höhere Temperatur erwärmte. Wurde dann behufs Belichtung das Tuch der Vorderseite entfernt, so strömte die warme Luft des kleinen Raumes in das Zimmer, kühlte sich also ab. Dafür trat jetzt aber durch einen Theil der von der Lampe ausgehenden ultrarothen Strahlen ersatzweise eine Neuerwärmung der Luft ein, die aber nicht soweit ging, dass der Blechkasten nur Wärme aufgenommen, aber nicht abgegeben hätte. Die Luft blieb also immer kühler als das Heizwasser.

Nur wenn das die Kultur bescheinende Bogenlicht durch eine ganz schwach konische, innen mit dünner Nickelschicht belegte Papphülse recht wirksam gesammelt wurde, konnten die an der spiegelblanken Nickelfläche reflectirten Wärmestrahlen so stark

erwärmen, dass die Temperatur zu sehr stieg. In diesem Falle musste darauf Acht gegeben werden, dass der Regulator nicht unbeabsichtigt ausser Function gesetzt wurde.

Die Herstellung der Barythydrat- und Oxalsäurelösung und das Titriren.

Nach dem altbewährten Verfahren benutzte ich zum Titrieren eine Oxalsäurelösung, von welcher 1 ccm einem mg ausgeathmeter Kohlensäure entspricht. Die Lösung enthielt also im Liter
$\frac{C_2O_4H_2 + 2H_2O}{CO_2} = \frac{126}{44} = 2{,}8636\ldots$ g Oxalsäure.

Ich stellte jedesmal 7 l Titrirflüssigkeit gleichzeitig her und setzte ein Stückchen Thymol dazu, um Pilze abzuhalten.

Die 50 ccm fassende Bürette war mit automatisch sich einstellendem Nullpunkt versehen und hatte auf weissem Grunde einen blauen Emaillestreifen. Zum Verhüten der Verdunstung waren Wasserkugelventile aufgesetzt.

Die Medicinflaschen, in welche die zu messende Barytlauge abgelassen wurde, mussten längere Zeit stehen, bis der Baryumcarbonatniederschlag sich zu Boden gesetzt hatte. Damit während dieser 12—24 Stunden keine atmosphärische Kohlensäure durch den Korkstöpsel zutreten konnte, stellte ich die Flaschen während dieser Zeit in verschlossene Präparatengläser, deren Boden mit Barytlauge bedeckt war. Da ich derselben einige Tropfen Phenolphthaleinlösung, welche Rothfärbung bedingt, zugesetzt hatte, konnte ich leicht erkennen, wenn die am Boden stehende Lösung wieder erneuert werden musste.

Um beim Abpipettiren des klar über dem Bodensatz stehenden Barythydrats jenen nicht aufzurühren, verband ich die Pipette ganz einfach mittelst eines Gummischlauches mit einer mehrere Liter fassenden, evacuirten Flasche, mit deren Hülfe ich durch Oeffnen eines Glashahnes die zu messende Flüssigkeit langsam und gleichmässig in die Pipette emporsteigen liess. Diese fasste gewöhnlich 30 ccm, zu deren Neutralisation 52—60 ccm Oxalsäure erforderlich waren, also mehr als eine volle Bürette. Diese Art der Messung hatte in meinem Falle, wo es nur auf vergleichende Werthe ankam, ihre grossen Vorzüge. Ich liess zunächst 50 ccm Säure so schnell wie möglich ausfliessen und füllte die Bürette sogleich von neuem, ohne zu beachten, dass einige Zeit zum Zusammenfliessen der

Lösung von den Wänden herunter hätte gewartet werden müssen. Die noch erforderlichen weiteren 2—10 ccm liessen an den Wänden nichts zurück. Diese Art der Titration ermöglichte eine bis auf $^1/_{30}$ mg genaue Bestimmung der Kohlensäure (cf. Literatur No. 31). Erhielt ich Differenzen von $^1/_5$ mg, so wusste ich genau, dass diese ihren Grund in der veränderten Athmungsintensität der Kultur hatten.

Als Indicator dienten einige Tropfen einer beliebig concentrirten alkoholischen Phenolphthaleinlösung.

Bei einer 30 ccm fassenden, im bauchigen Theil cylindrischen Vollpipette ist das Verhältniss zwischen Oberfläche und Inhalt kleiner als bei einer 20 ccm Pipette. Beim Arbeiten schlägt sich also wegen der atmosphärischen Kohlensäure auf der Innenfläche im Verhältniss zum Inhalt bei der erstgenannten Pipette weniger Baryumcarbonat nieder als bei der kleineren. Dieser weissliche Schleier verringert das Volumen ein wenig; man thut also gut, wenigstens nach jeder fünften Bestimmung die Pipette zu reinigen. Bei einer kleineren muss dieses Säubern öfter geschehen.

Hängt unten an der gefüllten Pipette ein Laugentropfen, der abgestrichen werden soll, so neige man die Pipette zuvor um etwa 45°, wodurch die Flüssigkeit unter Zurücklassung dieses Tropfens etwas emporsteigt. Man vermeidet dadurch die Gefahr, zuviel abzustreichen.

Das zum Titriren benutzte Becherglas braucht niemals ausgespült zu werden, da die ausgegossene Flüssigkeit vollkommen neutral ist.

Die zum Einfüllen in die Pettenkofer-Röhren bestimmte Barytlauge wurde durch Auflösen beliebiger Mengen von Barythydrat und Chlorbaryum (cf. Literatur No. 3) in Wasser hergestellt. Die für die Titrirflüssigkeit geeignete Concentration derselben erreichte ich durch nachträgliches Verdünnen.

Ich benutzte zu jedem Versuch 100 ccm, welche aus einer Vollpipette (No. 23) mit automatischem Nullpunkt und unterer Marke ausfloss. Das Nähere ist aus der Abbildung und der Figurenerklärung ersichtlich.

Für gewöhnlich wurden die benutzten Pettenkofer-Röhren mit einer langgestielten Bürste gereinigt und mit Leitungswasser ausgespült. Austrocknen mittelst Alkohol und Aether unterblieb meist, weil ein Schrägstellen der Röhren zum Ablaufenlassen des Wassers vollkommen genügte.

Die Resultate der Untersuchung.

Das Licht übt unter den von mir innegehaltenen Bedingungen auf die untersuchten Pilze einen anfangs um ca. 10% beschleunigenden Einfluss auf die Athmung aus. Eine Verlangsamung des Respirationsprocesses war in keinem Falle festzustellen, auch nicht bei *Aspergillus niger*, der unter den verschiedensten Bedingungen am genauesten untersucht wurde.

Die Einzelheiten mögen an der Hand der beigefügten Kurven (cf. Literatur No. 12, 56) besprochen werden. Auf diesen bedeuten ausgezogene Linien Athmung im Dunkeln, punktirte Athmung im Licht. Auf den Abscissen sind die Stunden, auf den Ordinaten die Mengen ausgeathmeter Kohlensäure angegeben.

Kurve 1: Eine junge, weisse Kultur von *Aspergillus niger* v. Th. (cf. Literatur No. 29) wurde auf Raulin'scher Nährlösung aus Sporen gezogen. Der Pilz hatte drei Tage lang bei 40° C. (cf. Literatur No. 6) im Thermostaten gestanden (junge, weisse Kultur); durch sein Wachsthum war ein grosser Theil der Nährlösung erschöpft worden. Das Kulturgefäss wurde in den Apparat eingeschaltet, ein Pettenkofer-Rohr mit 100 ccm Wasser gefüllt und nun ein Luftstrom von etwa 3 l pro Stunde durchgetrieben. Nach drei Stunden konnte ich annehmen, dass die im Kulturgefäss angesammelte und vom Pilz absorbirte Kohlensäure verdrängt und ein normaler Anfangszustand geschaffen sei. In ähnlicher Weise musste bei jedem Versuch verfahren werden.

Man sieht aus der Kurve, dass in 20 Minuten immer ca. 13 mg Kohlensäure geathmet wurden. Um 12^{26} goss ich die erschöpfte Raulin'sche Nährlösung ab und 80 ccm frischer, 28,8° C. warmer dazu. Sofort (cf. Literatur No. 37) stieg, wie man sieht, die Athmungskurve rapide, von 13 mg CO_2 in einer Stunde auf 50 mg, während sie in der vorhergehenden Stunde um 1 mg gefallen war (cf. Literatur No. 13, 61).

Diese Kurve soll den grossen Einfluss der Ernährung auf die Athmung veranschaulichen. Wegen der geringen Zeitabstände kann gesteigertes Wachsthum des Pilzes nicht Ursache der gesteigerten Athmung sein. $t = 28,8°$ C. (cf. Literatur No. 6). In 20 Minuten ca. 1 l Luft durchgetrieben.

Kurve 2: demonstrirt den Einfluss der gasförmigen und flüssigen Nahrung auf ein und dieselbe Kultur von *Aspergillus*

10*

niger. Durch Einhalten der üblichen Cautelen wurde dafür gesorgt, dass die fünf Tage hintereinander verwendeten Kulturen rein blieben. Eine kleine eventuelle Infection mit fremden Keimen ist gänzlich bedeutungslos.

Die erste Phase der Kurve bietet gegen Tabelle 1 nichts Neues. Die zweite zeigt, da der Pilz inzwischen nicht neu ernährt wurde, dass grösserer Sauerstoffgehalt der Luft die Athmung mindestens verdoppelt (cf. Literatur No. 4, 27, 32, 35, 43, 51).

Zu Beginn des Versuches am dritten Tage wurde neue Nährlösung hinzugefügt. Wie man sieht, ist die Kurve eine ansteigende. Bis zum folgenden Tage war der Nährboden wieder so erschöpft worden, dass die Kurve stark abfällt. Am letzten Tage endlich hatte die Athmung durch abermaliges Hinzufügen von Nährlösung eine solche Intensität erreicht, dass sie auf Trockengewicht berechnet die Respiration munterer Vögel, welche bei hoher Bluttemperatur (ca. 41° C.) ihr Maximum unter den Wirbelthieren erreicht, noch übertrifft. Ich verwendete immer 30—40 g frischen Pilz d. s. 2,5—3 g Trockensubstanz.

Die durchströmenden Luftmengen sowohl wie die Temperatur waren an allen fünf Tagen gleich. Es ist das auch ein Vorzug meiner Methode, stets dieselben Bedingungen wieder herstellen zu können.

In 20 Minuten strömte ca. 1 l Gas durch das Kulturgefäss. In Raulin'scher Nährlösung kultivirt. t = 41° C.

Kurve 3: *Aspergillus niger.* Die Kulturflüssigkeit wurde am Abend vor dem Versuch abgegossen und ausgewaschen, so dass der Pilz nur noch seine Vorräthe verathmen konnte. Er frisst sich also gleichsam selbst. Die Sporenbildung war nur schwach. Mit dem Belichten stieg die Kurve, ohne dass gleichzeitig Wachsthum vorhanden war, um ca. 10%. Die Röhren wurden alle 10 Minuten gewechselt, sodass die Kurve keine Durchschnittswerthe giebt. Intensives Bogenlicht, nur von Wärmestrahlen befreit. t = 41° C. In 10 Minuten ca. 500 ccm einer 50% Sauerstoff enthaltenden Luft durchgepresst.

Vor dem Versuch wurden 20 ccm einer 0,1‰ Chlorcalciumlösung aufgefüllt, um eventuell vorhandene Oxalsäure, die *Aspergillus* gern bildet, zu neutralisiren. Es wurde absichtlich sehr wenig $CaCl_2$ zugesetzt, um nicht einen Theil der durch Athmung entstehenden Kohlensäure zu neutralisiren.

Kurve 4: *Aspergillus niger.* Der Verlauf der Kurve ist ähnlich wie in Tabelle 3. Auch bei diesem Versuch war die Nährflüssigkeit ausgewaschen und durch etwas Wasser ersetzt worden. Die Kultur zeigte deutliche Sporenbildung. Vor dem Versuch war 24 Stunden lang Luft durchgesogen worden. t = 41° C. In 10 Minuten wurden ca. 500 ccm Luft durchgetrieben, welche 50 % Sauerstoff enthielt. Bogenlicht durch einen Parabolspiegel concentrirt.

Um jeder Anhäufung von Kohlensäure vorzubeugen, sog ich 24 Stunden lang mit Hülfe der Wasserstrahlluftpumpe pro Stunde ca. 10 l Luft durch. Die Bakterien der Luft wurden durch ein sterilisirtes Wattefilter abgehalten. Da trotz Wegnehmens des grössten Theils der ultravioletten Strahlen ein deutliches Ansteigen der Kurve stattfand, können diese von keiner grossen Bedeutung sein. Um sich von dem Verschwinden der ultravioletten Strahlen zu überzeugen, genügt es nicht zu wissen, dass ein hinter die Absorptionscüvette gehaltenes Glas mit Petroleum oder schwefelsaurem Chinin nicht mehr fluorescirt, sondern man muss auf ultraviolette Strahlen gestimmtes, photographisches Papier verwenden. Ich benutzte Kübler's Exactphotometer und fand, dass bei meinen Versuchen immer noch so viel unsichtbares kurzwelliges Licht passirt, wie z. B. auf Waldeslichtungen in der beginnenden Abenddämmerung bei bedecktem Himmel von diesem ausgestrahlt wird.

Kurve 5: *Aspergillus niger.* In diesem Falle handelt es sich um eine ganz alte, tiefbraune Sporenkultur. Da auch hier das Licht seinen Einfluss geltend macht, ist die Wirkung desselben unabhängig von dem morphologischen und Alterszustand der Kultur. Dem Pilz war schon 48 Stunden vor dem Versuch alle Nahrung entzogen worden. Während dieser Zeit war fortwährend Luft durchgesogen worden. t = 41° C. Oxalsäure war nicht nachweisbar. In 20 Minuten wurde ca. 1 l Luft mit 50 % Sauerstoff durchgepresst. Das Licht der Bogenlampe war durch einen Parabolspiegel und einen cylindrischen Nickelpapierreflector concentrirt worden. Nur die Wärmestrahlen wurden absorbirt.

Kurve 6: *Aspergillus niger:* Die Röhren wurden alle 10 Minuten gewechselt; der Luftstrom war sehr stark. (In 10 Minuten ca. 1500 ccm gewöhnlicher Luft.) Auch hier tritt beim Belichten ein Ansteigen der Kurve ein. Die Kultur zeigte deutliche Sporenbildung. Sie war bereits am Tage vorher mit Raulin'scher Lösung

frisch ernährt worden. Vor dem Versuch war die Flüssigkeit nicht erneuert worden. t = 41° C. Das Bogenlicht war durch einen parabolischen Metallspiegel concentrirt und durch eine mit Wasser gefüllte Cüvette eines grossen Theils seiner ultravioletten Strahlen beraubt worden (cf. Literatur No. 26, 65).

Kurve 7: *Aspergillus niger:* Die Athmungskurve stieg bei Bestrahlung einer mässig erwärmten Kultur durch Bogenlicht, welches der Sonne an Intensität nicht gleichkam. Während der Zeit von $1-1^{15}$ und von $2^{15}-2^{30}$ ging der Gasstrom durch die Nebenleitung. Die Sporenbildung war gerade im Entstehen begriffen. Die Raulin'sche Nährlösung war erschöpft. t = 27,5° C. In ½ Stunde wurden ca. 1,5 l Luft durchgepresst.

Kurve 8: *Aspergillus niger:* Die Kultur wurde mit reiner Saccharoselösung ernährt; das Wechseln der Röhren geschah alle 10 Minuten. Säuren in der Kulturflüssigkeit fehlten. Die Athmungskurve stieg beim Belichten. Die verwendeten Pilze waren fünf Tage alt und während dieser Zeit bei 40° C. durch Raulin'sche Lösung ernährt worden. 24 Stunden vor dem Versuch wurde eine 5 procentige Rohrzuckerlösung aufgefüllt. 24 Stunden lang vorher wurde Luft durchgesogen. Die Sporenbildung war nur schwach. In 10 Minuten wurden ca. 500 ccm einer Luft durchgepresst, welche 50 % Sauerstoff enthielt. t = 41° C. Das Bogenlicht wurde durch einen Parabolspiegel concentrirt und mittelst einer mit Wasser gefüllten Cüvette eines Theils seiner ultravioletten Strahlen beraubt. Bildung von Oxalsäure war nicht nachzuweisen.

Kurve 9: *Aspergillus niger:* Obwohl die Kultur jung und blendend weiss war, trat beim Belichten ein Steigen der Athmungskurve ein. Entsprechend den durch Kurve 2 veranschaulichten Erfahrungen fiel beim Zuführen einer weniger sauerstoffhaltigen Luft (50 % : 20 %) die Kurve rapide. Am Abend vorher wurde frische Raulin'sche Nährlösung aufgefüllt und über Nacht Luft durchgesogen. Das stark concentrirte Bogenlicht wurde durch Wasser eines Theils seiner ultravioletten Strahlen beraubt. In ¼ Stunde ca. 750 ccm einer Luft durchgepresst, welche 50 % Sauerstoff enthielt. t = 41° C. Oxalsäure war nicht nachweisbar.

Kurve 10: *Aspergillus niger:* Durch Einschalten einer Cüvette mit Kaliumbichromatlösung wurde der stärker brechbare Theil des Spectrums soweit entfernt, dass nur roth bis incl. grün die Lösung

durchsetzten. Auch hier wirkte das Licht im positiven Sinne. Der Pilz wurde 48 Stunden lang bei 40° C. mit Raulin'scher Nährlösung erzogen, dann 24 Stunden lang in 5 % Glukoselösung ernährt, dann in reinem Leitungswasser 24 Stunden lang bei Zimmertemperatur, und während dieser Zeit wurde fortwährend Luft durchgesogen. Inzwischen war schwache Sporenbildung eingetreten. In jeder halben Stunde wurden ca. 1500 ccm Luft durchgepresst, welche 50 % Sauerstoff enthielt. t = 41° C. Das Licht wurde durch einen parabolischen Hohlspiegel concentrirt.

Kurve 11: *Penicillium:* Es wurde eine alte, gut ernährte Sporenkultur verwendet. In 35 Minuten passirten 1660 ccm Luft den Apparat. Der Verlauf der Kurve gestattet insofern keine genauen Schlüsse, als man nicht sicher weiss, mit welcher Steigung die Kurve weiter gegangen wäre, wenn die Verdunkelung angehalten hätte. Ich habe diese Kurve absichtlich reproducirt, um zu zeigen, dass in diesem Falle nicht etwa ein Beispiel vorliege, wo das Licht wirkungslos geblieben ist. Wenn die Dunkelkurve verwirrende Sprünge macht, wird der Versuch werthlos. In anderen Fällen war unter gleichen Bedingungen die Förderung durch das Licht klar erkennbar.

Kurve 12: *Penicillium:* Deutliche Steigerung der Athmung durch das Licht. Die Kultur war jung und gut ernährt. Sie hatte ein Alter von drei Tagen und war in Raulin'scher Flüssigkeit bei 30° C. kultivirt worden. Vor dem Versuch wurde frische Raulin'sche Nährlösung aufgefüllt. Die Kultur war weiss. t = 27,45° C. Das Bogenlicht war nur durch ebene Blechreflectoren concentrirt worden. In 30 Minuten wurden ca. 1400 ccm Luft durchgedrückt.

Kurve 13: *Micrococcus prodigiosus:* Der Farbstoff des an sich ungefärbten (cf. No. 74) Organismus absorbirt den stark brechbaren Theil des Spectrums und lässt nur roth bis incl. grün, wie Kaliumbichromat, passiren. Die Kultur an sich filtrirt also das Licht schon. Die Temperatur betrug 41° C., lag also weit über dem Wachsthumsoptimum. Man bemerkt eine Steigung der im Dunkeln stärker abfallenden Kurve. Die Kultur war alt und schleimig, in Nährbouillon erzogen. Vorher wurde frische Bouillon aufgefüllt und dann 24 Stunden lang Luft durchgesogen. Das Bogenlicht wurde durch einen Parabolspiegel concentrirt. In 20 Minuten wurde ca. 1 l Luft durchgepresst, welche 50 % Sauerstoff enthielt.

Kurve 14: *Micrococcus prodigiosus:* Verlauf und Resultat des Versuches wie bei Kurve 13. Die Kultur war während vier Tage bei Zimmertemperatur erzogen worden. Das elektrische Licht wurde nur durch ebene Blechreflectoren gesammelt, nicht durch einen Parabolspiegel. t = 27,5° C. In der Stunde passirten den Apparat ca. 3 l.

Kurve 15: *Proteus vulgaris:* Steigerung der Athmung durch das Licht. Trotz 3stündiger Beleuchtung hatten die Bakterien ihre Bewegung in voller Lebhaftigkeit bewahrt. Die Ernährung geschah durch Fleischagar. t = 28,4° C. Pro Stunde wurden ca. 2000 ccm Luft durchgedrückt. Das Bogenlicht wurde nur durch ebene Reflectoren gesammelt.

Kurven 16, 17, 18: *Oidium lactis:* Alte und junge Kulturen sind von weisser Farbe. Die Kurven fielen nach dem Verdunkeln ab.

ad 16: Zwei Tage alte, schneeweisse Kultur auf Pflaumengelatine. t = 28,5° C. Pro Stunde ca. 3,8 l Luft durchgetrieben. Bogenlicht nur durch ebene Flächen verstärkt.

ad 17: Drei Tage alte, auf reichlichen Mengen von Pflaumendecoctgelatine erzogene Kultur. t = 27,6° C. Pro Stunde passirten ca. 1500 ccm Luft. Bogenlicht nicht durch Hohlspiegel concentrirt.

ad 18: Zehn Tage alt, auf Pflaumendecoctgelatine kultivirt. In ³/₄ Stunde ca. 2150 ccm Luft durchgetrieben.

Kurve 19: *Mucor spec.*[1]: Auffallend starkes Ansteigen der Kurve beim Belichten. Kultur in drei Tagen auf Raulin'scher Nährlösung erzogen. Vor dem Versuch wurde die alte Lösung abgegossen und frische eingefüllt. In ½ Stunde ca. 1400 ccm Luft durchgepresst. t = 27,5° C. Die Fruchtträger waren entwickelt. Bogenlicht nicht durch einen Hohlspiegel concentrirt.

Die Kurve im Dunkeln wurde fast stets vor der Kurve im Licht beobachtet. Es geschah dies nicht ohne gute Gründe. Denn Dunkelheit und mässiges Zimmerlicht gehören zu den normalen Bedingungen, unter denen der Pilz vegetirt, intensives Licht dagegen nicht. Dieses traf beim Versuch meine Pilzkulturen zum ersten Mal während ihrer Entwickelung.

Bei umgekehrter Versuchsanordnung sind Nachwirkungen nicht ausgeschlossen.

1) Ich erhielt den Pilz zufällig aus dem Kaukasus.

Für mich waren die Resultate, welche ich kurze Zeit nach der Belichtung erhielt, vor allem von Werth, denn gerade zu Anfang der Belichtung konnte ich hoffen, dass die sich ergebenden Werthe dem directen Einfluss des Lichtes auf die Athmung zuzuschreiben sind und nicht der Wirkung von Processen, welche erst secundär ihren Einfluss geltend machen.

Ueber diesen Punkt werden wir erst dann zur völligen Klarheit kommen, wenn wir wissen, welche Phase im Gang der physiologischen Verbrennung vom Lichteinfluss betroffen wird; es ist zu vermuthen, dass es bei den auf basischem Substrat lebenden Bakterien dieselbe ist, wie bei den auf saurem Boden wachsenden Schimmelpilzen.

Ob in der Lichtwirkung ein schädigender oder förderlicher Einfluss für den Organismus zu suchen ist, kann als eine Frage ganz anderer Art hier unberücksichtigt bleiben.

Plötzliche Uebergänge von höherer zu niedrigerer Lichtintensität kommen auch in der Natur vor z. B. im Grunde von Wäldern, wenn im Sonnenschein die Baumkronen hin- und herbewegt werden.

Am wichtigsten für die Beurtheilung des Lichteinflusses sind diejenigen Kurven, in welchen keine Sprünge vorkommen und die Fixpunkte in möglichst schnell aufeinander folgenden Zeitabschnitten durch Wechseln der Röhren bestimmt werden.

Durchschnittswerthe waren für mich unbrauchbar, denn man weiss selten genau, in welcher Richtung die Kurve sich fortgesetzt hätte, wenn die Kulturen nicht belichtet worden wären, deshalb ist es auch sehr schwierig zu sagen, ob die Lichtwirkung während längerer Dauer des Versuches in gleicher Intensität anhält wie beim Beginn der Belichtung (cf. Literatur No. 18). Man messe auch diejenigen Quantitäten, welche das Kulturgefäss unmittelbar nach dem Belichten verlassen, wenngleich man in den ersten 10 Minuten zu kleine Werthe erhält.

Zu Anfang der Arbeit ist bereits darauf hingewiesen worden, dass durch die Zersetzung der Oxalsäure im Licht die ausgeathmete Kohlensäure ein nicht von der Respiration herrührendes Plus (von Kohlensäure) erfahren kann.

Zunächst sei erwähnt, dass die Raulin'sche Nährlösung selbst keine Spur von Kohlensäure bei intensivster Beleuchtung entwickelte.

Sehr oft untersuchte ich nach Beendigung eines Versuches den Pilz und die Kulturflüssigkeit auf Oxalsäure. Die Flüssigkeit wurde abgefüllt, mittelst Kalilauge neutralisirt und nach reichlichem

Zusatz von Natriumacetat filtrirt. Das Fällen der Oxalsäure geschah mittelst Chlorcalcium.

Auf diese Weise konnte ich bei *Aspergillus niger* mehrmals Oxalsäure in Mengen, die weit unter 1 ‰ lagen, nachweisen (cf. No. 73). Diese Versuche wurden als verdächtig nicht verwerthet.

Die Pilze selbst zerrieb ich mit calciumfreiem Sand, konnte in ihnen aber niemals freie Oxalsäure nachweisen.

In anderen Fällen tödtete ich die Kulturen durch Eintauchen des Gefässes in Wasser von 80° C. und Zufügen von Jod und Alkohol. Kohlensäure wurde dann bei Fortsetzung der Versuche weder im Licht noch im Dunkeln entwickelt. Bei Versuchen mit Saccharoselösung oder Glukose als Nahrung, ebenso beim gänzlichen Fehlen einer Nährlösung war Zersetzung von Säuren weniger zu befürchten, ebenso bei den auf basischem Substrat wachsenden Bakterien.

Eine weitere Fehlerquelle, die immerhin verdient erwähnt zu werden, besteht in einem eventuellen Wechsel des Turgors beim Uebergang aus Dunkelheit in Licht. Voraussetzung sei, dass der Turgordruck der Hyphenzellen im Licht sich verringert.

Sind die Pilzzellen im Dunkeln mit Kohlensäure gesättigt, so geben sie nach dem Belichten entsprechend dem Henry'schen Gesetz (No. 36) schnell einen Theil der absorbirten Kohlensäure ab, was ein Ansteigen der Athmungskurve bedingen würde, ohne dass das Licht auf den Chemismus im Plasma gewirkt hat.

Wäre wirklich der Zellsaft mit Kohlensäure gesättigt, so müssten beim Aufheben des hydrostatischen Druckes im Zellinnern massenhaft Luftblasen auftreten. Indessen sind solche bei der Plasmolyse nicht wahrzunehmen.

Gleichzeitig war es empfehlenswerth, ein Ansammeln von Kohlensäure im Kulturgefäss nach Möglichkeit zu vermeiden. Bei einer Sauerstoffmenge von 20 % oder 50 % betrug das Minimum von Kohlensäure 0.2 Volumenprocente, das Maximum 4 %. Schädigend wirken diese 4 % schon deshalb nicht, weil Schimmelpilze überhaupt Säure lieben (cf. Literatur No. 67).

Bei Berechnung der Procente ist das Gewicht eines ccm CO_2 = 2 mg gesetzt und der Inhalt der Kulturgefässe zu ca. 300 ccm gerechnet, wobei die Luftverdrängung durch die Pilzkultur berücksichtigt ist.

Es ist nicht anzunehmen, dass das Licht activirend auf den Sauerstoff der Luft wirkt, denn Licht wirkt nur auf Körper, die dasselbe absorbiren, was vom Sauerstoff nicht gilt (cf. No. 75).

Obwohl ich mit Licht von sehr verschiedener Intensität arbeitete, war die beschleunigende Wirkung desselben auf die Athmung in allen Fällen zu constatiren.

Die ultrarothen Strahlen, also die sogenannten Wärmestrahlen, kamen bei keinem meiner Versuche in Wirksamkeit.

Zusammenfassung der Resultate.

Als Versuchsobjecte dienten Schimmelpilze und Bakterien. Hefen, Plasmodien, Pollenschläuche und grüne Pflanzen wurden nicht benutzt.

Durch Verwendung der Elektricität als Heizquelle erzielte ich eine so gut wie vollkommen constante Temperatur. Die Schwankungen derselben waren mindestens zehnmal geringer als bei Versuchen früherer Autoren über denselben Gegenstand. Da auch in allen anderen Punkten z. B. bezüglich der Constanz in der Geschwindigkeit der durchströmenden Luft die Fehlerquellen so gut wie auf Null reducirt waren, hatte jede Differenz im Resultat seine Ursache in der veränderten Lebensthätigkeit der Organismen selbst.

Da bei anderen Autoren kleine Schwankungen in der Abgabe von Kohlensäure innerhalb der Grenze der Fehlerquellen lagen, konnten von diesen feine Unterschiede nicht gemessen werden.

So ist es begreiflich, dass Elfving (cf. Literaturübersicht No. 47) z. B. bei älteren Pilzkulturen keinen Einfluss des Lichtes auf die Athmung feststellen konnte, während ich einen schwach (10 %) beschleunigenden ermittelte.

In gleichem Sinne machte sich bei meinen Versuchen der Lichteinfluss stets geltend, gleichgültig, ob die Kultur jung oder alt, die Nahrung gering oder reichlich, die Nährböden sauer oder alkalisch waren.

Eigens für meine Zwecke construirte Kulturgefässe ermöglichten es, so stark athmende Kulturen zu erhalten, dass das Quantum ausgeschiedener Kohlensäure oftmals alle 10 Minuten gemessen werden konnte. Dadurch war zum ersten Mal bei solchen Athmungsversuchen die Möglichkeit geboten, Kurven zu construiren, deren Fixpunkte in schnell aufeinander folgenden Zeitabschnitten bestimmt werden konnten. Ich war dieserhalb nicht darauf angewiesen, meine Schlüsse aus Mittelwerthen abzuleiten, sondern konnte sie direct aus der im Licht eintretenden Störung der Kurve ablesen.

Eine Durchsicht der beigefügten Literatur (vergl. auch S. 129) lässt deutlich erkennen, dass bezüglich der hier behandelten Fragen die grössten Widersprüche bestehen. Diese Thatsache erregt um so grössere Verwunderung, als es sich um eine Frage allgemeinster Art handelt, die nicht nur jede Pflanze, sondern überhaupt jedes lebende Wesen betrifft; sie findet ihre volle Erklärung aber in den grossen experimentellen Schwierigkeiten, welche sich einer exacten Lösung der Aufgabe entgegenstellen.

Auch die von mir constatirte Thatsache, dass erstlich das Licht auf den Athmungsprocess beschleunigend einwirkt und sein Einfluss von dem morphologischen Zustand der Kultur und von ihrer Nahrung ganz unabhängig ist, steht mit dem Wenigen, was wir über Schimmelpilze wissen, durchaus im Widerspruch.

Es erscheint deshalb nöthig, zur definitiven Beantwortung des genannten Themas mit der Untersuchung der Frage über den Einfluss des Lichtes auf die Athmung von neuem zu beginnen und die Versuche über grössere Gebiete des Gewächsreiches auszudehnen.

Die Frage, in welcher Weise das Licht bei langer z. B. 10stündiger Einwirkung, wobei denn allerdings secundäre Processe auftreten können, sich geltend macht, habe ich gänzlich unbeantwortet gelassen (cf. p. 153).

Durch zahlreiche Arbeiten ist nachgewiesen worden, dass das intensive Sonnen- sowohl als Bogenlicht für viele Bakterien schädigend, ja sogar tödtlich wirkt (vergl. die Literaturübersicht No. 44, 45, 59, 80, 82, 84, 87). Erneute Untersuchungen müssen lehren, ob man dasselbe Resultat erhält, wenn während der Belichtung ununterbrochen ein Luftstrom durchgeleitet und auch das Nährsubstrat mehrmals gewechselt wird.

Literatur-Uebersicht.

1. Carl Christian Grischow, Beyträge zur chemischen Kenntniss des Pflanzenlebens. Erstes Stück: Physikalisch-chemische Untersuchungen über die Athmungen der Gewächse und deren Einfluss auf die gemeine Luft. Leipzig 1819. — Untersuchte die Athmung an nicht abgeschnittenen Zweigen.
2. F. S. Morot, Recherches sur la coloration des végétaux. Ann. d. sc. nat., 3. sér., Bd. 13. 1849. — p 206, 207: „Bei chlorophyllfreien Pflanzen beschleunigen diffuses und Sonnenlicht die Intensität der Athmung." Es ist aber zweifelhaft, ob die Temperatur constant war.

3. M. Pettenkofer, Ueber einen neuen Respirationsapparat. Abh. d. math.-phys. Klasse d. Kgl. Bayer. Akad. d. Wissensch. zu München, Bd. 9, Abth. 2. 1862. — p. 259 sind die Gründe angegeben, weshalb der Barytlauge Chlorbaryum zugesetzt wird. P. drückte die Luft mittelst Pumpen durch seinen Apparat.

4. Cahours, Recherches sur la respiration des fleurs. Compt. Rend., Bd. 58, p. 1206. 1864. — Constatirte wiederholt ein Ansteigen der Athmung im Licht. Die Intensität derselben steigt im reinen Sauerstoff.

5. A. Kerner, Die Kultur der Alpenpflanzen. 1864. — p. 17: Der Lichtreiz steht mit der Respiration in innigem Zusammenhang.

6. J. Raulin, Etudes chimiques sur la végétation. Ann. d. sc. nat., 5. sér., Bd. 11. 1869. — *Aspergillus niger:* Wachsthumsminimum 19°, Optimum 35°, Maximum 42°. p. 201: Zusammensetzung der Nährlösung.

7. Ed. Prillieux, De l'influence de la lumière artificielle sur la réduction de l'acide carbonique par les plantes. Compt. Rend., Bd. 69, p. 408. 1869. — Pflanzen (z. B. *Elodea*) assimiliren im elektrischen Licht.

8. Schützenberger et Quinquaud, Sur la respiration des végétaux aquatiques immergés. Compt. Rend., Bd. 77, p. 272. 1873. — Die Athmung der Bierhefe ist vom Licht unabhängig.

9. O. Drude, Biologie von *Monotropa*. Göttingen 1873. — Das Licht scheint auf die Athmung keinen Einfluss auszuüben.

10. Wolkoff und Mayer, Beiträge zur Lehre von der Pflanzenathmung. Landw. Jahrb., Bd. 3, p. 481. 1874. — Licht übt auf die Athmung von Keimpflanzen keinen Einfluss aus, nur ausnahmsweise ist eine geringe Steigerung zu constatiren, verursacht durch die stark brechbaren Strahlen.

11. L. Rischawi, Einige Versuche über die Athmung der Pflanzen. Die Landw. Versuchs-Stationen, Bd. XIX, p. 321—340. 1876. — Versah die Absorptionsröhren mit Zu- und Abflussröhrchen.

12. Ad. Mayer, Die Abhängigkeit der Pflanzenathmung von der Temperatur. Daselbst, p. 340—349. — Stellte den Verlauf der Athmung durch Kurven dar.

13. J. Borodin, Physiologische Untersuchungen über die Athmung belaubter Sprosse. Schriften d. St. Petersburger Naturf.-Ges., russisch, Bd. VII, p. 1—114. 1876. — Behauptete, dass das Schwanken der Athmungsintensität beim Wechsel von Tag und Nacht nur durch die wechselnden Mengen der plastischen Nährstoffe bedingt werde. Diese Ansicht scheint mir mit Rücksicht auf meine Kurve 1 richtig. Vergl. p. 147 meiner Arbeit, cf. No. 14, 15, 19, 21.

14. L. Rischawi, Zur Frage über die Athmung der Pflanzen. Schriften d. neuruss. Gesellsch. d. Naturf., russisch, Bd. V. 1877. — Wendet sich gegen Borodin (cf. Literatur No. 13, 15, 19, 21).

15. A. Saikewicz, Physiol. Untersuchungen über die Athmung der Wurzeln. Schriften d. Naturf.-Gesellsch. d. Univ. Charkow, russisch. 1877. Pro Borodin (cf. No. 13, 14, 19, 21).

16. Ad. Mayer, Ueber die Sauerstoffausscheidung einiger Crassulaceen. Die Landw. Versuchs-Stationen, Bd. XXI, p. 277. 1878. p. 321: Heftige Zersetzung der Aepfelsäure im Licht.

17. William Siemens, On the influence of electric light upon vegetation and on certain physical principles involved. Proceed. of the Royal Soc. of London, Bd. XXX, p. 210. 1879—1880. — Wachsthum und heliotropische Krümmungen im elektr. Licht.

18. A. Pauchon, Recherches sur le rôle de la lumière dans la germination. Ann. d. sc. nat., VI. sér., Bd. X, p. 81. 1880. — Das Licht wirkt sehr förderlich auf die Respiration. Vergl. auch Compt. Rend. 1880: Beim Uebergang aus Licht in Dunkel Nachwirkungen.

19. Cauvet, Note sur le dégagement de l'acide carbonique par les racines des plantes. Bull. Soc. Bot. de France, Bd. 27, p. 113. 1880. — Periode in der Athmung am Tag und in der Nacht aus unbekannten Gründen (cf. No. 13, 14, 15, 21).

20. Detmer, Vergleichende Physiologie des Keimungsprocesses der Samen. 1880. — Diffuses Licht hat keinen Einfluss auf die Athmung der Keimlinge.

21. J. Borodin, Untersuchungen über die Pflanzenathmung. Petersburg 1881. — Contra Rischawi (cf. No. 13, 14, 15, 19).

22. N. Pringsheim, Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunction in der Pflanze. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XII, p. 288—437. 1881. Vergl. p. 129 meiner Arbeit.

23. Detmer, Ueber Pflanzenathmung. Sitzungsber. d. Jenaischen Gesellsch. f. Medicin u. Nat. 1881. - Licht übt keinen Einfluss auf die Athmung aus. Nur bei der Blüthe von *Salvia* wird dieselbe gefördert.

24. Wilson, Ueber Athmung der Pflanzen. (Vorläufige Mittheilung.) Flora, p. 93 bis 96. 1882. — Auch bei Pilzen wird die Athmung durch Licht nicht beeinflusst.

25. Detmer, System der Pflanzenphysiologie. Schenk's Handbuch, Bd. II, p. 133. 1882. — Licht übt auf die Athmung der Pilze keinen Einfluss aus.

26. Dehérain, Influence de la lumière électrique sur le développement des végétaux. Revue scientifique, t. XXVIII de la Collection, p. 649—653. 1882. — Im starken elektrischen Licht wirken die relativ reichlich darin enthaltenen violetten und ultravioletten Strahlen ungünstig (cf. Literatur No. 65). Mir scheint noch unbekannt, auf welchen Process diese schädigende Wirkung ausgeübt wird.

27. E. Godlewski, Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenathmung. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XIII, p. 491—543. 1882. p. 542: „Die Veränderungen der partiären Pressung des Sauerstoffs beeinflussen die Athmungsenergie verschiedener Pflanzentheile in sehr verschiedener Weise: in den Fällen, wo Fett verathmet wird, ist die Athmungsenergie vom Sauerstoffdrucke mehr abhängig als in den Fällen, wo sich die Athmung auf Kosten der Kohlenhydrate vollzieht."

28. J. Reinke, Untersuchungen über die Einwirkung des Lichtes auf die Sauerstoffausscheidung der Pflanzen. Botan. Zeitung 1883. — Kohlenstoffassimilation findet noch bei 800 fach gesteigertem Sonnenlicht statt.

29. A. de Bary, Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bakterien. Leipzig 1884. — *Aspergillus niger* erzeugt Mykosen, ist also unter Umständen ein Krankheiten erregender Pilz (p. 397).

30. Bonnier et Mangin, Recherches sur la respiration et la transpiration de[illegible] champignons. Ann. d. sc. nat., 6. sér., Bd. 17, p. 210. 1884. — Das diffus[illegible] Tageslicht wirkt immer verzögernd auf die Athmung.

31. — —, Recherches sur la respiration des tissus sans chlorophylle. Ibid., Bd. 1[illegible], p. 293. 1884. — Die Kohlensäure wurde auf 1 mg genau bestimmt. Licht [illegible]zögert die Athmung.

32. Wossnesenski, Influence de l'oxygène sous pression augmentée sur la cult[illegible]re du *Bacillus anthracis*. Compt. Rend., Bd. 98, p. 314 1884. — Verdreifach[illegible]er Partiärdruck des Sauerstoffs wirkt auf *Bacillus anthracis* günstig.

33. Kreusler, Ueber eine Methode zur Beobachtung der Assimilation und Athmung der Pflanzen und über einige diese Vorgänge beeinflussende Momente. Landw. Jahrb., Bd. XIV, p. 913—965. 1885. — Bogenlicht in ca. $^1/_2$ m Abstand wirkt auf die Assimilation wie gemässigte Tagesbeleuchtung (p. 951).

34. L. Weber, Intensitätsmessungen des diffusen Tageslichtes. Meteorol. Zeitschr., Bd. 2. 1885. — Das stärkste Maximum im Juni ist nahezu das 134fache des kleinsten Minimums im December.

35. W. Johannsen, Ueber den Einfluss hoher Sauerstoffspannung auf die Kohlensäureausscheidung einiger Keimpflanzen. Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen, Bd. 1, p. 686—717. 1885. — Gesteigerter Sauerstoffgehalt erhöht bei Keimpflanzen die Athmung, tödtet sie aber allmählich.

36. Müller-Pouillet's Lehrbuch der Physik und Meteorologie, 9. Aufl., Bd. 1. 1886. — p. 597: „Die unter sonst gleichen Umständen absorbirten Gasmengen sind den Drucken proportional."

37. N. W. Diakonow, Ueber die sogenannte intramolekulare Athmung der Pflanzen. Deutsche Botan. Gesellsch., Bd. 4, p. 411—413. 1886. — Vermuthet, dass in der Pflanzenzelle mit Entziehung des Sauerstoffgases die Gährungserscheinungen sogleich zu Stande kommen, und dass diese sogleich mit Sauerstoffzutritt wieder der normalen Athmung Platz machen. Meine Tabelle 1 zeigte sicher, dass mit Zufuhr besserer Nahrung die Athmung sogleich gesteigert wird.

38. — —, La respiration intramoléculaire et la fermentation des champignons moisissures. Archives slaves de Biologie, Bd. 1, p. 531. 1886.

39. — —, Sur le rôle de la substance nutritive fermentescible dans la vie de la cellule végétale. Ibid., Bd. 4, p. 31 u. p. 121. 1887. — Citirt wegen der Angaben über Kultur von *Aspergillus niger* und *Penicillium*.

40. — —, Lebenssubstrat und Nährsubstanz. Deutsche Botan. Gesellsch., Bd. 5, p. 115—117. 1887. — Recept für die Nährlösung.

41. L. Knudsen, Sur un appareil à température constante. Meddelser fra Carlsberg Laboratoriet, Bd. II, p. 78—87. 1888. — Als Heizquelle diente Gas.

42. J. Loeb, Der Einfluss des Lichtes auf die Oxydationsvorgänge in thierischen Organismen. Pflüger's Archiv, Bd. 42. 1888. — Das Licht hat auf das Athmen der Schmetterlingspuppen keinen Einfluss.

43. Stefan Jentys, Ueber den Einfluss hoher Sauerstoffspannungen auf das Wachsthum der Pflanzen. Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen, Bd. 2, p. 419—465. 1888. — Im Allgemeinen fördert erhöhter Partiärdruck des Sauerstoffs das Wachsthum nicht. — *Phycomyces* z. B. wächst in reinem Sauerstoff ebenso gut wie in der Luft. Zum Theil contra Wieler.

44. G. Gaillard, De l'influence de la lumière sur les Micro-Organismes. Lyon 1888. — Untersuchte z. Th. dieselben Pilze wie ich. Licht schädigt die Fortentwickelung der Bakterien, begünstigt das Wachsthum mancher Schimmelpilze und Hefen; es wirkt bei Gegenwart von Sauerstoff stärker. Jede Strahlensorte hemmt das Wachsthum bei Bakterien.

45. Joh. Raum, Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse über den Einfluss des Lichtes auf Bakterien und auf den thierischen Organismus. Zeitschr. f. Hygiene von Koch u. Flügge, Bd. VI, p. 312—368. 1889. — Lesenswerthes Sammelreferat von grosser Vollständigkeit.

46. Zopf, Oxalsäuregährung (an Stelle der Alkoholgährung) bei einem typischen (endosporen) Saccharomyceten (*S. Hansenii* n. sp.). Deutsche Botan. Gesellsch.,

Bd. 7, p. 94. 1889. — Ist ebenso wie Sclerotinien und Penicillien zur Bildung von Oxalsäure befähigt.

47. Fredr. Elfving, Studien über die Einwirkung des Lichtes auf die Pilze. Helsingfors 1890. — Diese Arbeit war für mich die wichtigste. Elfving giebt an, dass im Allgemeinen bei jugendlichen, lebensthätigen Schimmelpilzen die Athmung durch das Licht stark (20—30%) beeinträchtigt wird, bei älteren dagegen unbeeinflusst bleibt. Ich lege Werth darauf, dass bei meinen Untersuchungen unter den verschiedensten Bedingungen das Licht immer gleich wirkt.

48. K. Puriewitsch, Ueber die Wirkung des Lichtes auf den Athmungsprocess bei den Pflanzen. Schriften d. Gesellsch. d. Naturf. in Kiew (russisch), Bd. 11, p. 211 bis 259. 1890. — Bei Hutpilzen stets Abnahme der Athmung; bei höheren Pflanzen, besonders Blüthen, auch Zunahme.

49. C. Wehmer, Entstehung und physiologische Bedeutung der Oxalsäure im Stoffwechsel einiger Pilze. Botan. Zeitung, Bd. 49, p. 233. 1891. — Zersetzung der Oxalsäure im Licht. Vergl. auch:

50. — —, Zur Zersetzung der Oxalsäure durch Licht- und Stoffwechselwirkung. Deutsche Botan. Gesellsch., Bd. 9, p. 218—229. 1891.

51. Conrad Stich, Die Athmung der Pflanzen bei verminderter Sauerstoffspannung und bei Verletzungen. Flora 1891. — Bei 3—4% Sauerstoff im Allgemeinen keine Verminderung der Kohlensäureabgabe.

52. A. Mayer, Ueber die Athmungsintensität von Schattenpflanzen. Die Landw. Versuchs-Stationen, Bd. 40, p. 203—216; Bd. 41, p. 441—447. 1891, 1892. — Schattenpflanzen athmen weniger als lichtliebende Gewächse (auf gleiches Trockengewicht bezogen).

53. Schenk, Ueber einen *Micrococcus tetragenus concentricus* in den Fäces. Allgem. Wiener med. Zeitschr. 1892. — Wächst bei Belichtung stärker als im Dunkeln; dadurch entstehen dichtere und weniger dichte concentrische Ringe.

54. A. Richardson, Ueber die in der Verhütung von Fäulniss und in der Bildung von Wasserstoffsuperoxyd bestehende Wirkung des Lichtes auf organische Substanzen enthaltende Flüssigkeiten. Referat in Ber. d. Deutsch. Chem. Gesellsch., 26. Jahrg., p. 823. 1893. — Bei Besonnung und Sauerstoffzutritt entsteht Wasserstoffsuperoxyd, welches antiseptisch wirkt.

55. F. Aereboe, Untersuchungen über den directen und indirecten Einfluss des Lichtes auf die Athmung der Gewächse. Wollny, Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik, Bd. XVI, p. 429—463. 1893. — Licht übt, wenigstens bei höheren Pflanzen, keinen Einfluss auf die Athmung aus. Keine Periodicität, die von Ernährungseinflüssen unabhängig ist (cf. Literatur No. 13, 14, 15, 19, 21).

56. W. Hesse, Ueber die gasförmigen Stoffwechselproducte beim Wachsthum der Bakterien. Zeitschr. f. Hygiene von Koch u. Flügge, Bd. 15, p. 17. 1893. — Verf. machte tägliche Messungen und stellte sie in Kurven dar.

57. W. Detmer, Der directe und indirecte Einfluss des Lichtes auf die Pflanzenathmung. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. 11, p. 139—148. 1893. — Das Licht hat keinen Einfluss.

58. Dieudonné, Ueber die Bedeutung des Wasserstoffsuperoxyds für die bakterientödtende Kraft des Lichtes. Arb. a. d. Kaiserl. Gesundheitsamte, Bd. 9, p. 537 bis 540. 1894. — Bestätigte Richardson (No. 54).

59. —, Beiträge zur Beurtheilung der Einwirkung des Lichtes auf Bakterien. Ibid., p. 405—413. 1894. — Enthält zahlreiche Literaturangaben. *Bacillus prodigiosus*

wird durch Belichtung mit Bogenlicht im Wachsthum sehr bald gehemmt. Hierbei strich aber kein Gasstrom durch das Kulturgefäss. Bestätigte Gaillard (44) darin, dass bei Gegenwart von Sauerstoff das Licht stärker wirkt.

60. A. Richardson, Die Wirkung des Lichtes auf Oxalsäure. Referat in Ber. d. Deutsch. Chem. Gesellsch., p. 496. 1894. — Reine Oxalsäure wird im Licht vollständig zersetzt. Ausser Kohlensäure und Wasser kann sich auch Ameisensäure und Wasserstoffsuperoxyd bilden.

61. W. Palladin, Die Bedeutung der Kohlehydrate für die intramolekulare Athmung der Samenpflanzen. Arb. d. Naturf.-Vereins in Charkow (russisch). 1894. — Blätter, welche Kohlenhydrate reichlich enthalten, leben intramolekular athmend länger als kohlehydratfreie.

62. Cuthbert Day, The influence of light on the respiration of germinating barley and wheat. Transactions and proceedings of the Botanical Society of Edinburgh, Bd. 20, p. 185—213. 1894. — Diffuses Licht steigert die Athmung der keimenden Gerste, bei Weizen erhielt Verf. schwankende Resultate.

63. Van't Hoff, Die Lagerung der Atome im Raum. 2. Aufl. Braunschweig 1894. — p. 24—26: Umwandlungstemperatur.

64. R. Neuhauss, Die Mikrophotographie und die Projection. Encyklopädie der Photographie, Heft 8. Halle 1894. — p. 14, 16: Methode zur Herstellung monochromatischen Lichtes.

65. G. Bonnier, Influence de la lumière électrique continue sur la forme et la structure des plantes. Revue générale de Bot. 1895. — p. 243: Verf. lässt das Licht erst durch dickes Glas gehen, um die schädlichen ultravioletten Strahlen abzuhalten.

66. P. B. Kiessling, Beiträge zur Kenntniss des Einflusses der chemischen Lichtintensität auf die Vegetation. Halle 1895. — Enthält Methoden zum Lichtmessen.

67. G. Lopriore, Ueber die Einwirkung der Kohlensäure auf das Protoplasma der lebenden Pflanzenzelle. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVIII. 1895. — Schimmelpilze können 70 % Kohlensäure ertragen, ohne zu ersticken.

68. Wedding, Vergleichende Messungen verschiedener Lichtquellen. Elektrotechnische Zeitschr., Bd. 16, p. 554—556. 1895. — Enthält Angaben über das Bogenlicht.

69. L. Weber, Die Beleuchtung. Weyl's Handbuch d. Hygiene, Bd. 4, p. 36—100. 1896. — Werthvolle Bearbeitung dieses Themas mit etwa 250 Literaturcitaten.

70. C. Flügge, Die Mikroorganismen, 3. Aufl. 1896, Bd. 1, p. 441—444. — Literatur bezüglich der schädlichen Einwirkung des Lichtes auf Bakterien.

71. G. Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatomie, 2. Aufl. Leipzig 1896. — p. 235: „Bei stärkerer Lichtintensität, welche eventuell auch durch zu sehr gesteigerte Athmung schädlich wirkt . . . . .“

72. W. Lohmann, Ueber den Einfluss des intensiven Lichtes auf die Zelltheilung bei *Saccharomyces cerevisiae* und anderen Hefen. Inaug.-Diss. Rostock 1896. — Enthält eine Beschreibung derselben Bogenlampe und Cüvetten, wie ich sie vor Anbringen eines Parabolspiegels und der Verstärkung auf 20 Amp. benutzte.

73. C. Wehmer, Zur Oxalsäuregärung durch *Aspergillus niger*, Centralbl. f. Bakteriologie, zweite Abth., Bd. III, p. 102—104. 1897.

74. Alfr. Fischer, Vorlesungen über Bakterien. Jena 1897. — p. 12: *Bacillus prodigiosus* selbst ist farblos.

75. E. v. Lommel, Lehrbuch der Experimentalphysik, 4. Aufl. Leipzig 1897. — p. 473: Jeder fluorescirende Körper wird von derjenigen Strahlengattung am stärksten zum Selbstleuchten angeregt, welche er am kräftigsten absorbirt.

76. Carl Günther, Einführung in das Studium der Bakteriologie, 5. Aufl. Leipzig 1898. — p. 54, 55: Literatur über den schädlichen Einfluss des Lichtes auf Bakterien.

77. W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. Leipzig 1897. — p. 573: Verf. neigt, auf Grund der bisherigen Literatur, zu der Ansicht, dass das Licht einen geringen, und zwar verzögernden Einfluss auf die Athmung ausübe.

78. — —, Ueber intramolekulare Athmung. Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen, Bd. 1, p. 636. 1885. — Enthält Methodisches.

79. Hoppe-Seyler, Ueber die Einwirkung des Sauerstoffs auf Gährungen. Festschrift z. Feier d. 25jähr. Bestehens d. Pathol. Institutes zu Berlin. Strassburg 1881. — Fortgesetzte, ruhig fliessende Bewegung des Nährmediums scheint die Entwickelung der Spaltpilze nicht zu hemmen.

80. Tizzoni u. Catani, Ueber die Widerstandsfähigkeit der Tetanusbacillen gegen physikalische und chemische Einwirkungen. Archiv f. exper. Pathologie u. Pharmakologie von Naunyn u. Schmiedeberg, Bd. 28, p. 41—60. 1891. — p. 59 Bei Sauerstoffabschluss hat das Licht eine viel geringere baktericide Wirkung

81. H. Buchner, Ueber den Einfluss des Lichtes auf Bakterien. Centralbl. f. Bakteriologie, Bd. 12, p. 217—219. 1892. — Bei Massenkulturen sind die tieferen Schichten vor dem Einfluss des Lichtes mehr geschützt als die oberflächlichen.

82. Marshall Ward, Experiments on the action of light on *Bacillus anthracis*. Proceed. of the Royal Society of London, Bd. 52, p. 393—400. 1893 — p. 400 Licht wirkt auch direct auf Bakterien, nicht nur auf das Substrat.

83. — —, Further experiments on the action of light on *Bacillus anthracis*. Ibid., Bd. 53, p. 23—44. 1893. — Methoden zur Herstellung des monochromatischen Lichtes. p. 38: Keine Pflanze mit Reservematerial an Fetten setzt sich der Gefahr einer zu langen oder zu intensiven Besonnung aus, ohne einen schützenden Farbenschirm, der wenigstens die blauen und violetten Farben abhalten soll, welche die Oxydation der Reservesubstanz zu sehr beschleunigen.

84. — —, The action of light on Bacteria. Ibid., Bd. 54, p. 472—475. 1893. Verwendete ein mit Hilfe des elektrischen Lichtes hergestelltes Spektrum. Die bakterientödtende Wirkung des Lichtes erstreckt sich weit in das Ultraviolett

85. H. Landolt, Methode zur Bestimmung der Rotationsdispersion mit Hilfe von Strahlenfiltern. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin, p. 923—935. 1894 — Methoden zur Herstellung monochromatischen Lichtes.

86. S. J. Meltzer, Ueber die fundamentale Bedeutung der Erschütterung für die lebende Materie. Zeitschr. f. Biologie (Kühne u. Voit), Bd. 30, p. 464—509. 1894. — *Bacillus fluorescens non liquefaciens* ist gegen Erschütterung sehr resistent. *Bacillus subtilis* wird durch Tage langes, mildes Erschüttern schliesslich getödtet.

87. Duclaux, Traité de microbiologie, Bd. 1. Paris 1898. p. 309—354: Zusammenfassende Uebersicht über die Lichtwirkung auf Schimmelpilze und Bakterien

88. Paul Regnard, Recherches expérimentales sur les conditions physiques de la vie dans les eaux. Paris 1891. — p. 147 und 313 finden sich Abbildungen elektrischer Thermoregulatoren, die aber bezüglich der Heizquelle und der Füllung etc. des Regulators von dem in meinen Versuchen verwendeten Regulator abweichen. Angaben über die Differenzen der Temperaturschwankungen sind nicht gemacht.

89. Fr. Thomas, Ueber durch elektrisches Licht hervorgerufene Vegetation. Verhandl. d. Botan. Vereins d. Prov. Brandenburg. 1897. — *Rhynchostegiella tenella* gedieh normal in einer Höhle beim Licht einer elektrischen Glühlampe.

Figuren-Erklärung.

Tafel I.

Auf den Abscissen sind die Stunden, auf den Ordinaten die Milligramm ausgeathmeter Kohlensäure angegeben. Ausgezogene Linien bedeuten Athmung im Dunkeln, punktirte Athmung im Licht.

Kurve 1: *Aspergillus niger*. Junge Kultur. Verhalten der Athmung im Dunkeln bei verschiedener Ernährung. t = 28,8° C. Vergl. p. 147.

Kurve 2: *Aspergillus niger*. Athmungskurven derselben Kultur im Dunkeln bei verschiedener Zusammensetzung der Luft und des Nährbodens. t = 41° C. Vergl. p. 147.

Kurve 3: *Aspergillus niger*. Ziemlich junge Kultur. Kurve im Dunkeln und bei intensiver Belichtung. t = 41° C. Vergl. p. 148.

Kurve 4: *Aspergillus niger*. Bereits deutliche Sporenbildung. Intensive Belichtung. Ultraviolette Strahlen stark absorbirt. Athmungsluft mit 50 % Sauerstoff. t = 41° C. Vergl. p. 149.

Kurve 5: *Aspergillus niger*. Ganz alte Sporenkultur. Licht sehr intensiv. Athmungsluft mit 50 % Sauerstoff. t = 41° C. Vergl. p. 149.

Kurve 6: *Aspergillus niger*. Bereits deutliche Sporenbildung. Bogenlicht intensiv, eines kleinen Theiles seiner ultravioletten Strahlen beraubt. t = 41° C. Vergl. p. 149.

Kurve 7: *Aspergillus niger*. Ziemlich junge Kultur. Bogenlicht mässig stark. t = 27,5° C. Vergl. p. 150.

Kurve 8: *Aspergillus niger*. Alte Kultur mit verhältnissmässig schwacher Sporenbildung. Bogenlicht intensiv. t = 41° C. Vergl. p. 150.

Kurve 9: *Aspergillus niger*. Junge, schneeweisse Kultur. Bogenlicht stark concentrirt, eines kleinen Theiles seiner ultravioletten Strahlen beraubt. Luft von wechselndem Sauerstoffgehalt. t = 41° C. Vergl. p. 150.

Kurve 10: *Aspergillus niger*. Kultur mit schwacher Sporenbildung, nur durch langwelliges Licht bestrahlt. t = 41° C. Luft mit 50 % Sauerstoff. Vergl. p. 150.

Kurve 11: *Penicillium*. Alte Sporenkultur. Resultat der Lichtwirkung unsicher. Vergl. p. 151.

Kurve 12 (Taf. II): *Penicillium*. Junge Kultur. Bogenlicht mässig concentrirt. t = 27, 45° C. Vergl. p. 151.

Kurve 13: *Micrococcus prodigiosus*. Alte Kultur. Starke Belichtung. Athmungsluft mit 50 % Sauerstoff. t = 41° C. Vergl. p. 151.

Tafel II.

Kurve 14: *Micrococcus prodigiosus*. Kultur jung. Licht mässig stark. t = 27,5° C. Vergl. p. 152.

Kurve 15: *Proteus vulgaris*. Bogenlicht mässig stark. t = 28,4° C. Vergl. p. 152.

Kurve 16: *Oidium lactis*. Junge Kultur. Bogenlicht mässig stark. t = 28,5° C. Vergl p. 152.

Kurve 17: *Oidium lactis*. Junge Kultur. Bogenlicht mässig stark. t = 27,6° C. Vergl. p. 152.

Kurve 18: *Oidium lactis*. Alte Kultur. Vergl. p. 152.

Kurve 19: *Mucor*. Kultur schon mit Fruchtträgern. Bogenlicht mässig stark. t = 27,5° C. Vergl. p. 152.

Fig. A. Temperaturregulator mit Glascapillare, eingeschmolzenem Platindraht und Quecksilber in der vertical gerichteten Biegung. Vergl. p. 137.

Fig. B. Rührwerk, durch Wasserkraft betrieben. Die Pfeile bedeuten die Strömungsrichtung des Wassers. Vergl. p. 140.

Fig. C. Einmündungsrohr in das Kulturgefäss. Mit Hilfe eines Gummischlauches ist ein gläsernes, schlitzförmiges Mundstück angesetzt Der Schlitz ist in der Mitte stärker verengt als an den Seiten. Vergl. p. 136.

Fig. D. U-Rohr mit Glycerinverschlüssen. Vergl. p. 132.

Fig. E, F. Kulturgefäss schräg von oben und von der Seite gesehen. Die Zahlen geben das Aussenmaass an. Vergl. p. 135.

Fig. G. Die Figur giebt den Athmungsapparat 16 mal verkleinert wieder. Man vergleiche auch p. 130—145 meiner Arbeit.

Bei No. 1 sieht man den die comprimirte Luft enthaltenden Stahlcylinder, oben mit dem Reducirventil und dessen Manometer.

No. 2. bezeichnet das Glasrohr, welches die capillare Glasverschnürung enthält und mit dem Manometer *m* in Verbindung steht. Von hier aus geht der Strom in die beiden zum Absorbiren der Kohlensäure und Anfeuchten der Luft bestimmten U-förmigen Glasröhren (No. 3). Die schwarzen Gummischlauchstücke halten die Glycerinverschlüsse (vgl. auch Fig. D.). Durch die nach oben gebogene Röhre 4 geht der Gasstrom in die mit Barytlauge gefüllte kleine Pettenkofer-Röhre 5, welche zur Controle für die Absorption der Kohlensäure und zum weiteren Anfeuchten der Luft dient.

No. 6 zeigt den Beginn des Glasrohres, welches die Luft erwarmen soll und horizontal in dem mit Filz und schwarzem Tuch umkleideten Blechkasten liegt. Es mündet in das Zugangsstück des Culturgefässes (Fig. E.) und ist unter einem mit Asbest umkleideten, übergestülptem Becherglas (7) verborgen. Dieses mit Wasser vollgesogene Becherglas soll ein Abkühlen der zuströmenden warmen Luft verhindern.

No. 8 ist die am Thermoregulator angeschmolzene Glascapillare mit dem obe[illegible] einmündenden Platindraht.

No. 9, 9 sind die beiden Drähte, welche den städtischen Elektricitätsstarkstro[illegible] von 110 Volt. Spannung (*st*) mit den Heizbirnen des Blechkastens verbinden. Es sin[illegible] das die beiden Drähte *aa'* und *b* der Fig. H.

No. 10 ist der Accumulator, der die Kraft zum Unterbrechen des Hauptstrom[illegible] liefert (vgl. Fig. H.).

Der Wagner'sche Hammer (No. 11) ist durch die Drähte 13 u. 14 mit Accum[illegible] lator und Thermostat verbunden.

No. 12 ist die Nebenleitung (cf. Fig H: *n*, *n'*) mit der Widerstandsbirne für d[illegible] Hammer. Bei Nr. 15 ist das Kulturgefäss an seiner Austrittsöffnung durch eine Schn[illegible] an den Tisch gebunden, um seinen Auftrieb zu verhindern.

Das Ausführungsrohr 16, welches die Luft mit der ausgeathmeten Kohlensä[illegible] weiterführt, steigt etwas empor, damit die sich condensirenden Wassertröpfchen wie[illegible] zurück und nicht in die Messröhren fliessen.

No. 17 und 18 sind die beiden Pettenkofer'schen Absorptionsröhren, welche durch ihre Barytlauge die Kohlensäure auffangen sollen. (Die hintere ist absichtlich etwas zu hoch gehoben, damit sie durch die davor befindliche Röhre nicht verdeckt wird.)

No. 19 giebt eine der Medicinflaschen wieder, in welche die zu titrirende Lauge abgelassen wird.

No. 20 ist der durch eine Klemmschraube verschlossene Hilfsausgang.

An Stelle des Rohres 21 konnte im Bedarfsfalle ein mit klarer Barytlauge gefülltes Controlgefäss eingeschaltet werden.

No. 22 ist die Stelle, wo die Luft wieder aus der Gasuhr austritt, nachdem sie den ganzen Apparat passirt hat.

Das in der Photographie rechts stehende Glasgefäss enthält die Barytlauge, welche mittelst der Pipette 23 durch die mit Gummistopfen verschliessbaren Oeffnungen x, x in die Pettenkofer-Röhren eingefüllt werden kann.

Der eine Pipettenglashahn (24) ist mit Watte umwickelt, weil die Lauge mit der Zeit das Hahnfett auflöst und abtropfen würde.

Das den schwarz bewickelten Blechkasten (zur linken Hand) umgebende Holzgestell ermoglicht es, durch Bekleiden mit Teppich für die Kultur einen ganz dunklen Raum herzustellen. Aus diesem abgeschlagenen Raum ragt das Thermometer t weit hervor.

Das Schema der Bogenlampe mit dem 25 cm weiten und 13 cm tiefen parabolischen Metallreflector ist links zu sehen. In den Strahlengang ist eine mit ausgekochtem Wasser gefüllte glaserne Cüvette eingeschaltet, um die Wärmestrahlen abzuhalten. Der Abstand der Lampe betrug etwa 1,2 m, ist aber gleichgültig, weil die Strahlen fast parallel kommen.

No. 25 ist die Excenterscheibe des Rührwerks, No. 26 dessen Treibschnur. Die kleine Turbine hat nicht mit aufgenommen werden können (cf. Fig. B).

Die Stange 26 des Rührwerks besitzt unten einen Metallstiel, welcher die durchlochene Rührscheibe tragt (cf. Fig. B.)

Fig. H. Oben links ist der Contactstöpsel dargestellt, durch dessen Hineinstecken in die Wand der städtische Strom entnommen wird. Dieser Strom geht in der Richtung aa', dann durch die beiden elektrischen Heizbirnen, ferner b, n, Widerstandsbirne n', b'. Dann muss aber der Contact s im Wagner'schen Hammer unterbrochen sein. Dies ist dann der Fall, wenn der Anker angezogen ist. Besteht dagegen Contact, so macht der Strom nicht den Weg über nn', sondern direct in der Richtung aa', Heizbirnen bb'.

Ein zweiter von dieser ersten Leitung gänzlich unabhängiger, viel schwächerer Stromkreis (c, d, e, f) wird durch einen Accumulator gespeist. Während der erste Stromkreis durch den Wagner'schen Hammer geöffnet und geschlossen wurde, geschieht die Unterbrechung des zweiten durch den Thermoregulator (Fig. A), welcher mit den Birnen in dem Blechkasten (Fig. B) ruht.

Man erkennt ohne Weiteres, dass beim Steigen des Quecksilbers in der Capillaren bei e der Accumulatorstrom geschlossen, der Hauptstrom aber unterbrochen wird oder, richtiger gesagt, wegen der Widerstandsbirne bei nn' sehr stark geschwächt wird. Vergl. p. 138.

Erwiderung.

Von

G. Haberlandt.

Auf die polemischen Ausführungen E. Giltay's im 3. Heft des XXXII. Bandes dieser Jahrbücher[1]) habe ich, da durch dieselben die in meiner Arbeit „Ueber die Grösse der Transpiration im feuchten Tropenklima"[2]) mitgetheilten Thatsachen nicht die geringste Widerlegung erfahren haben, nur wenig zu erwidern.

Ich habe meine Versuchspflanzen zu Buitenzorg (und zu Graz) in diffusem Lichte transpiriren lassen, weil die weitaus überwiegende Mehrzahl der Laubblätter im tropischen Regenwalde nicht direct besonnt wird. Giltay glaubt mir nun durch ein Citat aus meiner „Botanischen Tropenreise" einen Widerspruch nachweisen zu können.

Ich habe nämlich, gleich anderen Reisenden, auf die weitgehende Durchleuchtung des Tropenwaldes hingewiesen. Natürlich sollte damit nur gesagt sein, dass die Intensität des diffusen Lichtes in vielen dieser Wälder grösser ist, als man nach unseren europäischen Erfahrungen erwarten möchte. Dass das Sonnenlicht ungehindert in die Waldestiefen eindringt, habe ich nirgends behauptet. Es hat daher gar keinen Sinn, wenn Giltay im Hinblick auf die Durchlichtung des Tropenwaldes sagt, „dass es eine sehr unvollkommene Versuchsanordnung ist, die Pflanzen, die in den Tropen auf Transpiration untersucht werden sollen, der directen Einwirkung der Sonne zu entziehen."

Giltay sucht seine Ansicht, dass die Transpirationsgrösse eines ganzen Waldes in erster Linie von der Stärke der Verdampfung in den oberen direct insolirten Schichten abhängt, durch einen Vergleich zu erläutern. Er vergleicht nämlich „die Transspiration unter dem Blattdache mit der Transpiration der an die

---

1) Die Transpiration in den Tropen und in Mitteleuropa, II.

2) Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd XXXI, Heft 2, p. 273 ff.

Intercellularen des Blattgewebes grenzenden Schichten" und den „Verlust der oberen Schichten des Waldes dagegen mit dem Wasserverlust durch die Stomata und durch die Epidermis hindurch. Es ist aber deutlich, dass es auf Letzteres hauptsächlich ankommt". Dieser Vergleich illustrirt leider das gerade Gegentheil von dem, was Giltay verdeutlichen möchte. Denn durch die Stomata entweicht eben der in die Intercellularen abgeschiedene Wasserdampf; dies ist ja bekanntlich die stomatäre Transpiration, welcher gegenüber die cuticulare Transpiration durch die Epidermiswände sehr zurücktritt. Giltay scheint sich hierüber nicht sehr klar zu sein.

In Bezug auf die Besprechung der Luftfeuchtigkeit in Westjava und in Mitteleuropa kann ich mich ebenfalls kurz fassen. Da mir Giltay vorhält, wie unrichtig ich ihn citire[1]), so muss ich es denn doch als eine Verdrehung meiner Angaben bezeichnen, wenn Giltay behauptet (p. 479), dass ich „ohne Grund das Klima von Buitenzorg geradezu als den Typus eines tropischen Klimas hingestellt" hätte. Ich habe stets nur vom feuchten Tropenklima, speciell dem Westjavas gesprochen, und dieses Klima wird jedenfalls besser durch das Klima von Buitenzorg gekennzeichnet als durch jenes von Batavia. — Da, wie ich in meiner oben erwähnten Arbeit gezeigt habe, die relative Luftfeuchtigkeit in der Vegetationszeit von April bis September in Graz und Wien denn doch bedeutend geringer ist (73,9 u. 70,9 %) als zur Zeit des Westmonsuns in Buitenzorg und auch in Batavia (87—89 % u. 84,8 %), so sucht nun Giltay durch Ermittelung des Sättigungs-Deficites für Paris und Batavia seine Ansicht zu erhärten, dass die Verdampfung „in den Tropen"[2]) und in Mitteleuropa nicht sehr grosse Verschiedenheiten aufweisen kann. Ganz abgesehen davon, dass ich die Wahl der Orte aus Gründen, die ich nicht näher auseinanderzusetzen brauche, nicht gutheissen kann, muss ich auch gegen die Art der Ermittelung der Deficitzahlen Einsprache erheben. Giltay hat nämlich bei seiner Berechnung die Nachtzeit „der viel geringeren Transpiration wegen" ausgeschaltet. Das ist zwar für das feuchte Tropenklima

1) Er beschwert sich z. B. in einer Anmerkung darüber, dass ich ihn sagen liess, dass zu Wageningen in der Zeit vom 24. Mai bis 14. Juni warmes Wetter geherrscht habe, während er doch nur gesagt hätte, dass das Wetter „im Allgemeinen" warm war. Wenn aber unter 58 in diesem Zeitraum angestellten Temperaturbeobachtungen 21 eine Temperatur von bloss 10,4 bis 16,6° C. ergeben haben, so war das Wetter auch nicht „im Allgemeinen" warm.

2) Es sollte natürlich richtig heissen: „im feuchten Tropenklima".

zulässig, wo die Transpiration in der Nacht, der enormen Luftfeuchtigkeit halber, ganz oder fast ganz sistirt ist, bei uns in Mitteleuropa darf aber die nächtliche Transpiration keineswegs vernachlässigt werden. So transpirirten z. B. nach Untersuchungen meines Vaters, Fr. Haberlandt[1]), erwachsene aber noch nicht blühende Weizenpflanzen, die im Freien so aufgestellt waren, dass sie direct besonnt wurden, pro 1 qdm in einer Tagesstunde 1,35 g, in einer Morgen- resp. Abendstunde 0,82 g, in einer Nachtstunde 0,58 g. Für Gerstenpflanzen von gleicher Entwickelung betrugen diese Werthe 1,14 g, 0,69 g und 0,65 g. Mögen auch für andere Pflanzen die Unterschiede zwischen der täglichen und nächtlichen Transpiration bedeutend grösser sein, so ist doch soviel sicher, dass man zu einem unbrauchbaren Ergebnisse gelangen muss, wenn man bei Berechnung des Sättigungs-Deficites für mitteleuropäische Orte die Nachtzeit einfach ignorirt.

Bei der Frage nach der Grösse der Transpiration im feuchten Tropenklima und bei uns in Mitteleuropa handelt es sich aber zunächst gar nicht um derartige theoretische Berechnungen und Betrachtungen, sondern um die directen Versuchsresultate. Diese allein sind entscheidend. Während Giltay bei seinen Versuchen mit *Helianthus* in Buitenzorg und Wageningen im Mittel dieselbe Transpirationszahl, nämlich 0,6 g pro Stunde und 1 qdm Blattoberfläche gefunden hat, habe ich bei meinen in Graz angestellten Versuchen eine mittlere Transpirationszahl von 0,73 festgestellt, die um 21 %, also wohl „ansehnlich“ grösser ist, als die Giltay'sche Zahl. In sehr sonderbarer Weise sucht nun Giltay die Differenz von 0,13 g zwischen seiner und meiner Transpirationszahl auf 0,1 g zu „reduciren“ (p. 491). Da in seinen Zahlen „gewöhnlich keine zweite Decimale vorkommt“, so darf von meinem Mittelwerthe „eigentlich nur die erste Decimale verwendet werden“. Nun kommt in den Giltay'schen Mittelwerthen, die er auf Grund seiner Versuche zu Wageningen für die einzelnen Tage berechnet hat, als zweite Decimale stets nur die Ziffer 5 vor (6mal in 19 Zahlen). Offenbar hat er die gefundenen Werthe entsprechend abgerundet. Dann hätte er aber auch die von mir gefundene Differenz von 0,13 auf 0,15 und nicht auf 0,1 abrunden müssen.

Meinen Vergleich der Transpiration von *Helianthus* zu Tjibodas

1) Ueber die Transpiration der Gewächse, insbesondere jene der Getreidearten. Landw. Jahrbücher, V. Jahrg., 1876.

mit jener von Wageningen verwirft Giltay aus dem Grunde, weil Tjibodas in ca. 1500 m Seehöhe, Wageningen aber im Tiefland gelegen ist. „Will man das Klima zweier Gegenden vergleichen, dann muss man dazu doch zwei Stellen von übereinstimmender Höhe verwenden." Nun handelt es sich hier gar nicht um das Klima, sondern um einen bestimmten physiologischen Process, um die Transpiration, und da mir Giltay den durchaus „tropischen" Charakter des Urwaldes von Tjibodas wohl nicht abstreiten wird, so war mein Vergleich vollkommen berechtigt. Uebrigens herrscht natürlich auch in Tjibodas ein „tropisches Klima", wenn auch keine tropische Hitze, was Giltay zu verwechseln scheint.

Zum Beweise, wie oberflächlich ich seine Schrift gelesen habe, führt Giltay den Umstand an, dass ich ihn zu den Anhängern der Lehre von der hervorragenden Bedeutung resp. Unentbehrlichkeit der Transpiration für den Nährstofftransport in der grünen Pflanze gezählt habe. Giltay hat sich zwar nicht ausdrücklich als ein Anhänger oder Gegner dieser Lehre bekannt, er hat sie aber vertheidigt und Hilfshypothesen zu ihren Gunsten aufgestellt (p. 644). Wer sich derart zu einer bestimmten Lehre stellt, den pflegt man, wenn er das Gegentheil nicht ausdrücklich hervorhebt, zu ihren Anhängern zu rechnen.

In einem „Nachtrage" zu seiner Entgegnung sucht Giltay die auf Grund der Experimente Fr. Unger's für *Helianthus* ermittelte Transpirationszahl von 0,8 g pro Stunde und 1 qdm Blattoberfläche auf die Hälfte dieses Betrages zu reduciren, indem er annimmt, dass Unger unter „Fläche" nicht die Gesammtoberfläche der Blätter, sondern bloss den einfachen Flächeninhalt der Umrisszeichnung jedes Blattes verstanden habe. Hätte Giltay die Abhandlung Unger's nur halbwegs aufmerksam gelesen, so hätte er im einleitenden Capitel[1]), dort wo von der Untersuchungsmethode gesprochen wird, folgenden Satz gefunden: „Da die Grösse der Transpiration der Pflanzen unter übrigen gleichen Umständen der Grösse der verdunstenden Oberfläche proportionell ist, so kommt es bei allen Versuchen der Art, sollen sie miteinander vergleichbar sein, darauf an, das Flächenmaass der verdunstenden Oberfläche[2]) genau zu bestimmen." Und weiter unten auf derselben Seite: „Ist die Oberfläche des Stengels und der Zweige der Ver-

1) Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wissensch., 44. Bd., p. 194.
2) Auch im Originale gesperrt gedruckt.

suchspflanze gegen die der Blätter nicht unbeträchtlich, so muss sie in Rechnung gebracht werden, im entgegengesetzten Falle kann sie als verschwindend klein unberücksichtigt bleiben.“ Es geht daraus klar hervor, dass, wenn Unger vom „Flächenmaass“, von der „Flächenausdehnung“ der Blätter, oder in Tabellen abgekürzt von „Blattflächen“ spricht, die gesammte Blattoberfläche gemeint ist.

Zum Schluss erkläre ich, dass ich mich mit Herrn Giltay in weitere Discussionen nicht einlasse.

Beobachtungen und Versuche über das Auftreten von rothem Zellsaft bei Pflanzen.

Von

E. Overton.

(Untersuchung aus dem botanischen Laboratorium der Universität Zürich.)

Die vorliegende Untersuchung verdankt ihre Entstehung einer zufälligen Beobachtung, die bei Gelegenheit einiger osmotischer Versuche gemacht wurde.

Gegen Ende des Sommers vorigen Jahres (1897) habe ich einige Versuche mit *Hydrocharis morsus ranae* angestellt, um zu ermitteln, ob die Wurzeln oder Wurzelhaare dieser Pflanze (welche mir seit Jahren als vorzüglichste Objecte zu osmotischen Versuchen gedient haben), wenn sie in intacter Verbindung mit der ganzen Pflanze gelassen werden, in der Aufnahme oder Nicht-Aufnahme verschiedener gelöster Verbindungen dasselbe Verhalten zeigen, wie abgeschnittene Wurzeln.

Bei dieser Gelegenheit fiel es mir auf, dass die Blätter von Pflanzen, welche in Lösungen von 3 resp. 5% Rohrzucker gebracht wurden, nach einigen Tagen namentlich am Blattrande eine röthliche Farbe annahmen und dass die sich neu entfaltenden Blätter immer intensiver roth wurden, obgleich sie sonst völlig gesund waren. Ich liess nun die Lösungen, in welchen die Pflanzen kultivirt wurden, durch Verdunstung sich immer mehr concentriren, wobei die sich fortwährend neu ausbreitenden Blätter schliesslich eine fast rein carminrothe Färbung aufwiesen, zugleich aber an Grösse abnahmen. Schliesslich, als die Lösungen eine recht beträchtliche Concentration (20 und mehr Procent) erreicht hatten, verloren alle Intercellularräume ihren normalen Luftgehalt und wurden von der Lösung völlig injicirt.

Eine grössere Anzahl weiterer Versuche zeigten, dass diese Erscheinungen bei *Hydrocharis*, welche in Lösungen von Rohrzucker oder Traubenzucker gebracht werden, mit völliger Constanz eintreten, während dieselben bei Kultur der Pflanzen in Salzlösungen, welche mit jenen Zuckerlösungen isosmotisch sind, ebenso constant fehlen.

Einige Kulturen von *Lemna minor* und von einer *Potamogeton*-Art wurden darauf ebenfalls in Zuckerlösungen angelegt; diese beiden Pflanzenarten zeigten aber keine Spur von Rothfärbung und ich hätte vielleicht das Rothwerden von *Hydrocharis* in Zuckerlösungen als eine dieser Pflanze eigenthümliche Erscheinung angesehen und den ganzen Gegenstand bei Seite gelassen, wäre nicht bald darauf aus ganz anderem Anlass meine Aufmerksamkeit der Rothfärbung der Pflanzen auf's Neue zugelenkt worden.

Zu der Zeit, wo die soeben mitgetheilten Versuche im Gange waren, habe ich nämlich nur auf schönes Wetter gewartet, um eine Tour in die Alpen zu machen. Als nun günstigeres Wetter endlich einzutreten schien, war es fast Mitte September geworden und die herbstliche Rothfärbung der Pflanzen in den Alpen, wo dieselbe sich viel grossartiger gestaltet als in der Ebene, war bereits ziemlich weit vorgeschritten.

Gerade im Ober-Engadin, wo ich mich während einiger Wochen aufhielt, erreicht die herbstliche Färbung eine Pracht, welche weder Worte zu schildern noch Pinsel zu malen vermögen. Namentlich die Abhänge auf der linken (SO.-) Seite des Thals werden auf weite Strecken hin fast ununterbrochen in den verschiedensten Nuancen von Roth gefärbt. Die Färbung rührt hauptsächlich von *Vaccinium Myrtillus* und *Vac. uliginosum* her; hier und da trifft man aber Rasen von *Arctostaphylos alpina*, welche von Weitem her sich durch das viel intensivere, leuchtende Roth kenntlich machen. An den unteren Partien der Abhänge spielen auch *Epilobium spicatum (angustifolium)* und *Geranium*-Arten eine nicht unbedeutende Rolle bei der Rothfärbung. In geringerem Grade sind übrigens eine ganze Reihe von Pflanzen, namentlich Compositen und Rosaceen (*Cotoneaster*, *Potentilla*-Arten etc.), an dem ganzen Effect betheiligt.

Frisch von den Versuchen an *Hydrocharis* kommend und häufig Stunden lang diesen südöstlichen Abhängen entlang wandernd, oder von den gegenüberliegenden Höhen des Piz Nair, Piz Polaschin oder Piz Longhino die prachtvollen Farbeneffecte, welche durch

die verschiedenen Beleuchtungen hervorgebracht wurden, mehr aus der Ferne belauschend, war es sehr natürlich, dass meine Gedanken den Ursachen der Rothfärbung der Pflanzen im Allgemeinen und der herbstlichen Rothfärbung im Besonderen zugewendet wurden und dass ich namentlich darüber viel nachdachte, warum in den Bergen diese Rothfärbung so viel intensiver auftritt. Ebenso natürlich war es, dass ich mich in erster Linie fragte, ob nicht auch bei dieser herbstlichen Rothfärbung eine Zunahme der Zuckerconcentration im Zellsafte der betreffenden Pflanzen eine Rolle spielen möchte und dass ich mich nach Ursachen umsah, welche eine Bereicherung des Zellsafts an Zucker herbeiführen könnten.

Zunächst schien es kaum zu bezweifeln, dass für die besondere Intensität der herbstlichen Rothfärbung in den Bergen die niedrigen Nachttemperaturen wenigstens zum Theil verantwortlich sind. In den Bergen von einer Höhe von ca. 1500 m an pflegt nämlich schon im Anfang September die Temperatur bei klaren Nächten auf 0° C. zu sinken. Nun schien es mir keineswegs unwahrscheinlich, dass die niedrigen Nachttemperaturen eine Concentrationszunahme des in den Blattzellen enthaltenen Zuckers bewirken könnten. In Bezug hierauf liess sich zunächst geltend machen, dass bei jeder lebenden Pflanzenzelle, welche Chromatophoren enthält, die überhaupt Stärkemehl zu erzeugen vermögen, sich ein Gleichgewichtszustand zwischen der Concentration des in der Zelle enthaltenen Zuckers und der in den Chromatophoren enthaltenen Stärkemenge auszubilden strebt, in dem Sinne, dass bei sonst gleichbleibenden Verhältnissen eine Zunahme der Zuckerconcentration (z. B. durch Plasmolyse) eine Neubildung von Stärke nach sich zieht und umgekehrt eine Abnahme der Zuckerconcentration eine Auflösung von Stärkesubstanz unter Bildung von Zucker zur Folge hat.

Nun wissen wir, dass bei jedem reversiblen chemischen Process das bisherige Gleichgewicht bei einer Temperaturänderung in dem Sinne sich verschiebt, dass die Summe der Verbrennungswärmen der betheiligten Substanzen sich erhöht, wenn die Temperaturänderung eine positive, sich dagegen erniedrigt, wenn die Temperaturänderung eine negative ist.

Da die Hydrolyse von Stärke ein exothermer Vorgang ist, so müsste mit einer Temperatur-Erniedrigung die Concentration des Traubenzuckers, bei welcher weder Stärke in den Chromatophoren neugebildet noch aufgelöst wird, eine höhere sein als vor der Temperaturänderung. Gegen eine solche Betrachtung kann man

indessen nicht ohne Recht einwenden, dass die verschiedenen Factoren, welche bei der Condensation des Zuckers zur Stärke in den Chromatophoren betheiligt, sehr ungenügend bekannt sind und dass eine Temperaturänderung Nebenwirkungen in den Chromatophoren nach sich ziehen könnte, welche ihrerseits den Gleichgewichtszustand zwischen Zuckerconcentration und Stärkemenge beeinflussen dürften, und möglicherweise in einer genau entgegengesetzten Richtung. Wir müssen also diesem Argument zu Gunsten der Annahme, dass die Kälte den Zuckergehalt der Blattzelle (auf Kosten der Stärke) vermehrt, kein zu grosses Gewicht beilegen, sondern ihm nur eine gewisse Wahrscheinlichkeit zuschreiben.

Von grösserer Wichtigkeit aber ist ein Umstand, auf welchen Sachs zuerst die Aufmerksamkeit gezogen hat. Es wurde nämlich von Sachs gezeigt, dass niedrige Nachttemperaturen die Ableitung der Assimilationsproducte aus dem Blatte stark verzögern. Nun ist der thatsächliche Zuckergehalt einer Blattzelle nicht allein von dem erstrebten Gleichgewichtszustande zwischen dem Stärkegehalt der Chromatophoren dieser Zelle und ihrer Zuckerconcentration, sondern auch von der Geschwindigkeit, mit welcher Zucker aus der Zelle auswandert, abhängig; erst wenn die Auswanderung sistirt wird, kann der Zuckergehalt der Zelle auf ein Maximum steigen, d. h. das erstrebte Gleichgewicht zwischen Stärke und Zuckerconcentration wirklich erreicht werden.

Aber von diesen mehr theoretischen Erwägungen gänzlich abgesehen, wissen wir aus directen Ermittlungen, dass niedrige Temperaturen in sehr zahlreichen Fällen eine mehr oder weniger beträchtliche Erhöhung des Zuckergehalts auf Kosten der Stärke wirklich herbeiführen.

So hat Müller-Thurgau[1]) vor längerer Zeit nachgewiesen, dass bei Temperaturen unter 5° C. ein bisweilen nicht unbeträchtlicher Theil des Stärkemehls der Kartoffeln in Zucker verwandelt wird, um bei Erhöhung der Temperatur wieder grösstentheils regenerirt zu werden.

Ferner hat A. Fischer[2]) in seiner bedeutungsvollen Arbeit „Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse“ gezeigt, dass in den „Stärkebäumen“, zu denen die grosse Mehrzahl der Laubhölzer

1) Müller-Thurgau, Ueber Zuckeranhäufung in Pflanzentheilen in Folge niederer Temperatur; Landw. Jahrb. XI, 1882.

2) Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXII, p. 73—160, 1891.

gehören, im Herbste die gesammte Stärke in der Rinde verschwindet, indem dieselbe wenigstens zum Theil in eine reducirende Zuckerart verwandelt wird, und zwar findet diese Umwandlung zu allererst in den chlorophyllhaltigen Rindenzellen statt. Fischer hat ferner durch specielle Versuche nachgewiesen, dass diese Umwandlung nur bei niedrigen Temperaturen (unter + 5° C.) erfolgt und dass durch Erhöhung der Temperatur schon innerhalb weniger Stunden eine theilweise Rückverwandlung des Zuckers in Stärke inducirt wird. Freilich soll nach Fischer der Vorgang der Zuckerbildung aus Stärke in der Rinde in merklichem Grade erst nach Abfall des Laubes geschehen; es wurden indessen nur mikrochemische Methoden in Anwendung gebracht.

Noch wichtiger für die uns interessirende Frage ist eine kurze Mittheilung von Lidforss[1]) über eine Untersuchung, die unter Stahl's Leitung ausgeführt wurde. Nach Lidforss sind nämlich die wintergrünen Blätter während des Winters vollständig stärkefrei, enthalten dagegen sehr bedeutende Mengen von Glykose, die auch hier wieder zum grossen Theil in Stärke rückverwandelt wird, wenn die Blätter in einen künstlich erwärmten Raum gebracht werden. Die Rückwandlung geschieht recht schnell, wenn dafür gesorgt wird, dass den Blattzellen genügend Sauerstoff zu Gebote steht.

Die Mittheilung von Lidforss ist mir allerdings erst nach meiner Rückkehr nach Zürich bekannt geworden und nachdem ich bereits eine Anzahl eigener Versuche über denselben Gegenstand gemacht hatte, welche die Angaben von Lidforss durchaus bestätigen.

Meiner Gewohnheit gemäss hatte ich ein Mikroskop und die allerwichtigsten mikrochemischen Reagentien mit in die Berge genommen und konnte daher die Frage, ob die sich röthenden Blätter merkliche Mengen von Zucker enthielten, direct untersuchen. In der That hat sich ergeben, dass die Blätter der untersuchten Pflanzen in der zweiten Hälfte vom September nicht unbedeutende Mengen von Zucker auch ausserhalb des Leitparenchyms enthalten. Spätere Versuche, die in Zürich angestellt wurden, zeigten, dass nicht selten im Herbste die bereits abgefallenen Blätter noch merkliche Mengen von Zucker enthalten, obgleich jede Spur von Stärke aus allen Elementen mit Ausnahme der Spaltöffnungszellen

---

1) Lidforss, Zur Physiologie und Biologie der wintergrünen Flora; Botan. Centralbl., Bd. 68, p. 33—44, 1896.

verschwunden ist. Ein solches Verhalten findet man sowohl bei Pflanzenarten, deren Blätter sich im Herbste roth, als auch bei solchen, deren Blätter sich gelb färben.

Durch diese Voruntersuchungen war also festgestellt, dass im Herbste, besonders in den Bergen, thatsächlich bedeutende Mengen Zucker in den Blättern vorkommen, jedenfalls beträchtlich mehr als bei denselben Arten im Hochsommer zu finden ist, und da die Vermehrung des Zuckergehalts mit der Rothfärbung bei solchen Pflanzenarten, die sich überhaupt im Herbste, resp. im Herbste und Winter roth färben, zusammenfällt, so war eine Beziehung zwischen diesem vermehrten Zuckergehalt und der Bildung des rothen Pigments nicht unwahrscheinlich. Da aber die Blätter vieler Pflanzenarten, z. B. diejenigen der Coniferen, sich weder im Herbste noch im Winter roth färben, trotzdem sie zu diesen Jahreszeiten ebenfalls zuckerreich sind, so kann ein Zuckerreichthum des Zellsafts im günstigsten Falle nur einer der Factoren sein, welche bei der Rothfärbung eine Rolle spielen; ein Theil der übrigen nothwendigen Bedingungen für die Rothfärbung kann nur in bestimmten Pflanzenarten zusammentreffen.

Schon eine sehr oberflächliche Beobachtung zeigt ferner, dass dem Licht in den meisten Fällen eine wichtige Rolle bei der Rothfärbung zufällt; denn man hat häufig Gelegenheit, wahrzunehmen, dass nur die stärker insolirten Blätter einer Pflanze eine intensivere Rothfärbung annehmen, während die im Schatten befindlichen Blätter entweder gar nicht oder nur schwach röthlich gefärbt sind. Ob freilich das stärkere Licht nur in der Weise bei dem Auftreten des rothen Pigments betheiligt ist, dass dasselbe die Bildung von Kohlenhydraten begünstigt, oder ob eine directere Wirkung des Lichts vorliegt, musste erst durch Versuche festgestellt werden, obgleich von vornherein die letztere Annahme plausibler erscheinen musste.

Für eine genauere Untersuchung über die Ursachen der Rothfärbung der Pflanzen ergeben sich also etwa folgende Fragestellungen:

1. Steht das Auftreten von rothem Zellsaft in irgend einem bestimmten Zusammenhange mit dem Zuckergehalt der betreffenden Zellen?
2. In welcher Weise ist das Licht bei dem Vorgang der Rothfärbung betheiligt?

3. **Hat die Temperatur, unabhängig von der Jahreszeit und dem besonderen Entwickelungsstadium der Pflanze, einen Einfluss auf die Rothfärbung?**

Nach diesen einleitenden Auseinandersetzungen und Fragestellungen gehen wir über zu einer etwas detaillirteren Darstellung unserer Beobachtungen und Versuche über die Rothfärbung einzelner Pflanzenarten, sowohl unter Bedingungen, wie sie in der freien Natur gegeben sind, wie unter solchen, die nur im Laboratoriumsversuche vorkommen können.

Da es bei Wasserpflanzen viel leichter ist, die Bedingungen, unter welchen die Pflanzen wachsen, in bestimmter und genau abgemessener Weise zu ändern, als dies bei Landpflanzen möglich ist, so wollen wir mit den Wasserpflanzen anfangen. Die meisten Versuche wurden mit *Hydrocharis morsus ranae* und mit verschiedenen *Utricularia*-Arten ausgeführt, da sich diese als ganz besonders geeignet für solche Versuche herausgestellt haben; doch sind auch mit ziemlich vielen anderen Wasserpflanzen Beobachtungen und Versuche gemacht worden.

Beobachtungen und Versuche an *Hydrocharis morsus ranae*.

Wenn man gleichzeitig *Hydrocharis* im Freien bei Wassertemperaturen von etwa 16 – 22° C. einerseits in mässigem Schatten, andererseits unter sonst ähnlichen Bedingungen so kultivirt, dass dieselben an klaren Tagen 8—10 Stunden in directem Sonnenlicht stehen, so nimmt man sofort bedeutende Unterschiede in dem Aussehen beider Kulturen wahr.

In der ersten Kultur (Schattenpflanzen) sind die Blattspreiten gross und dünn, sattgrün und ohne Spur von rothem Zellsaft; die Blattstiele lang, sehr zerbrechlich und ebenso wie die Stolonen fast farblos, oder bei leichterem Schatten schwach röthlich punktirt oder gestrichelt. Von allen Theilen der Pflanzen besitzen einzig die Nebenblätter zahlreiche Zellen mit rothem Zellsaft, indem selbst bei Pflanzen, welche in dem tiefsten Schatten gewachsen sind, bei welchem eine dauernde Vegetation überhaupt möglich ist, die Nerven der Nebenblätter von rothgefärbten Zellen begleitet sind.

In der Kultur am sonnigen Standort sehen die Pflanzen ganz anders aus. Die Blattspreiten sind viel kleiner, haben eine weniger sattgrüne Farbe, besitzen vielmehr, namentlich wenn die mittlere

Temperatur des Wassers nicht zu hoch steigt, einen etwas bräunlichen Teint auf der Oberseite, während sie unten röthlich angelaufen sind. Die Blattstiele, Stolonen und häufig auch die Wurzeln sind mehr oder weniger dicht roth gestrichelt; die Blattstiele sind ferner weniger lang und viel weniger zerbrechlich. Der bräunliche Teint der Blattoberseite rührt, wie die Untersuchung mit dem Mikroskop oder mit einer starken Lupe sofort ergiebt, davon her, dass mehr oder weniger zahlreiche, vereinzelt oder in kleinen Gruppen bei einander stehende Palissadenzellen einen ziemlich intensiv gefärbten Zellsaft enthalten, während die sie umgebenden Palissaden nur farblosen Zellsaft führen.

Wenn man nun die *Hydrocharis*-Pflanzen an einem und demselben Standorte längere Zeit hindurch beobachtet, lässt sich leicht feststellen, dass bei einer gleich bleibenden Beleuchtung die Zahl der rothgefärbten Palissaden mehr und mehr abnimmt, je höher die Wassertemperatur steigt. Bei Pflanzen in dem Garten meines Wohnhauses z. B., welche durchschnittlich an schönen Tagen 8—9 Stunden directes Sonnenlicht erhielten, waren während der ersten Hälfte des Sommers (1898), die relativ kühl war, mehr oder weniger zahlreiche Palissaden mit rothem Zellsaft zu finden; in der zweiten Hälfte des Sommers dagegen, die sehr warm war, so dass die mittlere Temperatur des Wassers auf 28° C. und darüber stieg, konnten nur noch vereinzelte mit rothem Zellsaft erfüllte Palissaden gefunden werden, während der bräunliche Teint der Blätter völlig verloren ging, um einer gelblichgrünen Färbung Platz zu machen. Als aber einige dieser Pflanzen selbst bei bedeutend weniger intensiver Beleuchtung in Wasser, das künstlich auf 16—20° C. gehalten, übergeführt wurden, kehrte der bräunliche Farbenton der Blätter schon nach wenigen Tagen zurück. Sehr zahlreiche Versuche haben gezeigt, dass bei *Hydrocharis* — und wir werden Aehnliches bei anderen Wasserpflanzen finden — intensives Licht und hohe Temperatur, in Bezug auf das Eintreten einer rothen Färbung, einander entgegengesetzte Wirkungen ausüben, so zwar, dass je höher die Temperatur, um so grösser die Lichtintensität sein muss, damit eine Rothfärbung der Palissaden überhaupt zu Stande kommt, während je niedriger die Temperatur (wenigstens bis zu ca. 8° C. hinunter) ein um so schwächeres Licht noch ausreicht, um diese Rothfärbung hervorzurufen.

Dementsprechend sind im Freien, selbst im Schatten, wenn dieser nicht allzu intensiv ist, die jungen, aus den Winterknospen

hervorgehenden Pflanzen mehr oder weniger röthlich oder bräunlich angelaufen, nicht aber junge Pflanzen, welche im Zimmer bei künstlich erhöhter Temperatur aus Winterknospen gezogen werden.

Ehe wir die Wirkungen von Licht und Temperatur verlassen, erübrigt es noch zu erwähnen, dass, wenn man *Hydrocharis*-Pflanzen, welche bis dahin im Schatten kultivirt wurden, an sonnige Standorte versetzt, die grossen, schon ausgewachsenen Blätter schon nach wenigen Tagen einen bräunlichen Farbenton annehmen, der meist eher stärker wird, als bei den Blättern solcher Pflanzen, die von vornherein an demselben Orte kultivirt wurden. In den ersten Tagen beruht dieser bräunliche Teint auch in diesem Falle nur auf dem Auftreten von rothem Zellsaft in zahlreichen Palissaden und anderen Mesophyllzellen. Diese im Schatten schon entfalteten Blätter gehen freilich in der Folge bald zu Grunde und die sich neu entwickelnden Blätter nehmen die dem neuen Standorte entsprechende Grösse und Beschaffenheit an.

Obgleich unter den äusseren Bedingungen Licht und Temperatur die Hauptrollen spielen, so kommen doch noch andere Factoren bei der Rothfärbung in Betracht: so tritt Rothfärbung viel leichter ein, wenn das Wasser, in welchem die Pflanzen kultivirt werden, arm an Nährsalzen ist, als in dem Falle, wo der Gehalt an Nährsalzen ein höherer ist.

Wir gehen nunmehr zu der Besprechung jener Versuche über, in welchen besondere Zusätze zu dem Kulturwasser gemacht wurden. Es sollen zunächst einige Auszüge aus den Versuchsprotokollen mitgetheilt werden.

Versuch: Um 2 p. m. des 19. Mai wurden zwei *Hydrocharis*-Pflanzen, die seit einiger Zeit an einem SSW.-Fenster des Laboratoriums kultivirt wurden, in eine 2proc. Lösung von Invertzucker in Leitungswasser und zwei andere Pflanzen aus derselben Kultur in ein ähnliches Gefäss, das reines Wasser enthielt, gebracht. Alle Pflanzen wiesen vor Anfang des Versuchs einige wenige, zerstreute Palissaden mit rothem Zellsaft auf, welche aber die Farbe der Blätter, makroskopisch betrachtet, kaum beeinflussten. Beide Kulturen wurden neben einander an ein SSW.-Fenster gestellt. Schon am 22. Mai zeigten die beiden Kulturen in ihrem Aussehen deutliche Unterschiede. — Am Morgen des 24. war die Farbe von zwei in der 2proc. Invertzuckerkultur neu-

entfalteten Blättern schon intensiv braunroth, wie das selbst bei der kräftigsten Insolation in reinem Wasser niemals vorkommt; die Farbe eines dritten Blattes, das sich während des Versuchs entfaltet hatte, war eher bräunlichroth als grün zu nennen; diejenigen Blätter, welche vor Beginn des Versuchs bereits entfaltet waren, zeigten einen röthlich-braunen Rand. Die neuerzeugten Wurzeln waren stark roth pigmentirt, ebenso die Stiele aller neugebildeten Blätter. — Während der nächsten Tage zeigten die sich neu entfaltenden Blätter eine immer mehr ausgesprochene braunrothe bis fast rein rothe Färbung; die neuen Wurzeln wurden immer stärker pigmentirt; die Blattstiele und Stolonen wurden fast ununterbrochen roth (statt bloss rothpunktirt) und der braunrothe Rand der Blätter, die vor Beginn des Versuchs entfaltet waren, breitete sich immer mehr gegen das Centrum des Blattes aus; dabei blieben sämmtliche Blätter vollkommen gesund. — Die Farbe der Pflanzen in der nebenstehenden Kultur in reinem Wasser veränderte sich während der ganzen Zeit nicht merklich.

Versuch: Um 2,^{15} p. m. des 19. Mai wurden drei Exemplare von *Hydrocharis* in 2proc. Rohrzucker gebracht und die Kultur neben die soeben besprochenen Kulturen gestellt. Auch bei diesem Versuche war die Wirkung des Zuckers schon am 22. zu erkennen, war aber etwas weniger auffällig als bei der Kultur in Invertzucker. Um 10,^{00} a. m. des 24. Mai war die Farbe von drei während des Versuchs entfalteten Blättern braunroth, fast ebenso intensiv wie diejenige der jungen Blätter in der Invertzuckerlösung; dagegen waren die schon vor Anfang des Versuchs entfalteten Blätter bedeutend weniger bräunlich gefärbt als die entsprechenden Blätter in der Lösung von Invertzucker und auch in der Folge breitete sich die rothbraune Färbung vom Rande aus gegen das Centrum des Blattes bedeutend langsamer, als bei den Pflanzen in jener Lösung. Es wurden auch bei dieser Kultur in Rohrzucker mit der Zeit die sich neu entwickelnden Wurzeln, die Blattstiele und Stolonen sehr intensiv roth pigmentirt. Dieser Versuch in 2proc. Rohrzucker wurde ca. 6 Wochen lang fortgesetzt. Die Lösung wurde zweimal gewechselt. Während des Versuchs wurden drei neue, aufeinander folgende Generationen von Pflanzen mittelst Stolonen erzeugt. Alle vier Generationen, namentlich aber die drei letzten, waren am Schlusse des Versuchs immer noch völlig gesund. Sämmtliche Blätter der Pflanzen besassen eine schöne, gesättigt rothbraune Farbe und waren vollkommen schön aus-

gebildet, viel schöner als dies bei Pflanzen, die im Freien unter intensivem Sonnenlicht sich entwickelt haben, jemals der Fall ist.

Es verdient noch Erwähnung, dass die ersten Blüthen der Pflanzen, die zu den soeben besprochenen Versuchen in Rohr- und Invertzuckerlösungen verwendet wurden, um mehrere Tage früher aufgingen als die Blüthen irgend einer der circa 50 Pflanzen, welche gleichzeitig ins Laboratorium gebracht wurden und unter ähnlichen Temperatur- und Lichtverhältnissen aufgewachsen waren, sich jedoch in reinem Leitungswasser befanden. Ebenso ging die erste Blüthe der circa 500 Pflanzen in dem Garten meines Wohnhauses erst später auf. Die Blüthen der Pflanzen dieser Zuckerkulturen waren übrigens rein weiss, obgleich ihre Entwickelung von den ersten Anlagen an in den Zuckerlösungen sich vollzog.

Versuch: Um 8,00 p. m. des 4. Juli wurden zwei Exemplare von *Hydrocharis* in eine ½proc. Rohrzuckerlösung gebracht. Am 8. Juli Wirkung noch wenig ausgeprägt. — Am 12. die sich neu entfaltenden Blätter mit rothbräunlichem Teint, circa ¼—⅓ der Palissaden dieser jungen Blätter mit rothem Zellsaft, die Farbe der schon vor Beginn des Versuchs entfalteten Blätter dagegen noch wenig verändert. In der Folge wurde die Farbe der Blätter ungefähr gleich derjenigen von Pflanzen, welche im Freien möglichst stark insolirt in ziemlich kaltem Wasser (16—20° C.) gezogen werden.

Versuch: Um 12,02 p. m. des 2. Juni zwei Exemplare von *Hydrocharis* in 3 % Invertzucker gebracht und in eine Dunkelkammer gestellt. Der Versuch wurde unter zweimaligem Wechseln der Lösung bis zum 1. Juli in der Dunkelkammer fortgesetzt und die Pflanzen ca. alle drei Tage nachgesehen. Alle während des Versuchs sich entwickelnden Blätter, Blattstiele, Stolonen und Wurzeln zeigten keine Spur von Rothfärbung, waren vielmehr rein weiss. Die Nerven der Nebenblätter waren nach wie vor von rothgefärbten Zellen begleitet, doch wurde nicht sicher festgestellt, ob der Farbstoff sich wirklich während des Versuchs gebildet hatte oder ob derselbe schon vor Anfang des Versuchs vorhanden war, obgleich ersteres wahrscheinlicher ist. Die schon vor Anfang des Versuchs entfalteten Blätter wurden schon in den ersten Tagen der Verdunkelung geil und starben sehr bald ab. — Am 2. Juli wurden die Pflanzen an einem SSO-Fenster dem Lichte ausgesetzt; die jüngeren der während der Verdunkelung entfalteten Blätter und ebenso ihre Blattstiele färbten sich nach 4—5 Tagen ziemlich stark röthlich.

Dieser Versuch zeigt, dass Licht zur Bildung des Farbstoffes bei *Hydrocharis* auch bei Gegenwart von concentrirteren Zuckerlösungen nothwendig ist; wenigstens gilt dies für die Bildung desselben in den Blättern, Blattstielen, Stolonen und Wurzeln. Wir werden dasselbe für *Utricularia*-Arten finden, welche sich zu solchen Versuchen im Dunkeln besser eignen als *Hydrocharis*. Zahlreiche weitere Versuche haben indessen gezeigt, dass schon eine sehr mässig starke diffuse Beleuchtung vollständig ausreicht, um die Färbung hervorzurufen. Selbst äusserst intensive Rothfärbung kann bei Kulturen in stärkeren Zuckerlösungen eintreten, ohne dass die Pflanzen auch nur einen Augenblick in directem Sonnenlicht verweilt haben.

Versuche: Einige Exemplare von *Hydrocharis* wurden gleichzeitig in 2proc. Lösungen von reinem Traubenzucker, reiner Fructose (Laevulose), reiner Galactose, reinem Rohrzucker und reinem Invertzucker gebracht und nebeneinander an ein SSO-Fenster gestellt. Rothfärbung trat bei den Kulturen in Traubenzucker, Fructose und Invertzucker fast genau gleichzeitig ein und auch in der Folge war kein wesentlicher Unterschied in der Intensität der Rothfärbung in diesen drei Kulturen zu erkennen. In der Kultur der Rohrzuckerlösung war die Farbe der neu sich entfaltenden Blätter ebenfalls fast ebenso intensiv wie bei den drei genannten Lösungen; dagegen schritt die Rothfärbung der schon vor Anfang des Versuchs entfalteten Blätter bedeutend langsamer vor. Die Pflanzen in der Lösung von Galactose blieben selbst nach drei Wochen in der Färbung **unverändert**.

Versuch: Um $9,^{00}$ a. m. des 26. Mai zwei Exemplare von *Hydrocharis* in 5 % Milchzucker gebracht. — Um $1,^{30}$ p. m. des 30. Mai noch keine Wirkung. — Nach drei Wochen zeigten die sich neu entfaltenden Blätter keine merkliche Rothfärbung, ebensowenig waren die Blattstiele und Wurzeln merklich stärker pigmentirt als bei daneben stehenden Pflanzen in reinem Wasser. Nach vier Wochen war eine geringe Wirkung zu erkennen, doch beruhte dieselbe wahrscheinlich auf einer geringen Hydrolyse der Lösung, da dieselbe während des Versuchs nicht gewechselt wurde. Im Uebrigen blieb die Wirkung in Bezug auf Rothfärbung weit hinter derjenigen einer $^1/_2$proc. Rohrzuckerlösung.

Versuch: Um 11,30 a. m. des 26. Mai wurden zwei Exemplare von *Hydrocharis* in 2 Gewichtsprocent Glycerin gebracht. — Um $1,^{25}$ p. m. des 30. Mai noch keine Wirkung. — Um $10,^{55}$

a. m. des 2. Juni die sich neu entfaltenden Blätter immer noch ganz gleichgefärbt wie in den daneben stehenden Kulturen in reinem Wasser. Darauf wurden die Pflanzen in 4 % Glycerin übergeführt. — Am 10. Juni Pflanzen noch ganz gesund, Wachsthum vielleicht etwas verzögert; die sich neu entfaltenden Blätter zeigen noch immer keine Tendenz zur Rothfärbung. Es wurde die Lösung gewechselt und man liess dieselbe sich durch allmähliches Verdunsten bis auf 10 % concentriren, was am 5. Juli erreicht wurde. Rothfärbung trat nicht ein. Am Ende des Versuchs waren die Pflanzen noch immer am Leben, sahen aber kränklich aus. Neubildung von Blättern fand indessen, wenn auch immer langsamer, bis zum Abschlusse des Versuchs statt.

Von den zahlreichen weiteren Versuchen, die mit *Hydrocharis* in verschiedenen Lösungen gemacht wurden, sollen hier nur noch die Endresultate kurz mitgetheilt werden.

In Lösungen von Kalisalpeter, Natriumchlorid, Natriumsulfat, äthylschwefelsaurem Kalium und anderen Salzen, deren Concentrationen so gewählt wurden, dass sie mit 2—5 proc. Rohrzuckerlösungen isosmotisch waren, trat niemals Rothfärbung ein, obgleich die Pflanzen sich in diesen Lösungen mehr oder weniger gut entwickelten.

Bei einem grösseren Gehalt der Kulturflüssigkeit an Nährsalzen neben Zucker wird die Rothfärbung weniger intensiv als in gleichconcentrirten Zuckerlösungen in reinem Leitungswasser, was namentlich bei Anwendungen von schwächeren Zuckerlösungen ($^1/_2$—1 proc.) leicht wahrzunehmen ist.

Die Rothfärbung der Blätter, Wurzeln etc. von *Hydrocharis* in Lösungen von Rohrzucker, Invertzucker etc. findet zu allen Jahreszeiten und ohne Ausnahme statt (mit Ausnahme des December sind derartige Versuche in jedem einzelnen Jahresmonat vom Verfasser thatsächlich ausgeführt worden). Sie tritt ebensogut bei Pflanzen ein, die direct aus den Winterknospen hervorgegangen sind, wie bei Pflanzen aller folgenden Generationen. Nicht minder reagiren auch Sämlinge.

Ehe wir *Hydrocharis* verlassen, sollen die wichtigeren mikroskopischen Befunde an Pflanzen, welche seit längerer Zeit (2 bis 3 Wochen oder mehr) in etwas concentrirteren Zuckerlösungen kultivirt werden, eine kurze Besprechung finden. Was zunächst die Vertheilung des rothen Zellsafts anbetrifft, so findet man sämmtliche oder die grosse Mehrzahl der Palissadenzellen mässig bis sehr

stark roth gefärbt, ebenso alle Zellen, welche die zahlreichen Luftkammern des Blattes tapeziren, mit Ausnahme der unteren Epidermiszellen, welche die Luftkammern nach unten abgrenzen. Von den übrigen Mesophyllzellen sind häufig mehrere ebenfalls gefärbt; dagegen bleiben sämmtliche Epidermiszellen sowohl der Blattoberseite wie der Blattunterseite stets farblos. Auch an den Blattstielen, Stolonen und Wurzeln bleiben die Epidermiszellen immer farblos, während in der subepidermalen Zellschicht und in den tieferen Gewebeschichten zahlreiche Zellen intensiv roth gefärbt sind.

Ueberträgt man Exemplare von *Hydrocharis*, die beispielsweise in einer 2proc. Rohrzuckerlösung kultivirt wurden und hier bereits roth geworden sind, in eine Lösung, welche neben 2 % Rohrzucker ¼—½ % Coffeïn oder statt des Coffeïns 1 % Antipyrin enthält, so wird nach kurzer Zeit der grösste Theil des Farbstoffes, ohne dass die Zellen getödtet werden, in Form kugliger Gebilde niedergeschlagen, die nach und nach durch Zusammenschmelzen immer grösser werden. Dieselben sehen mit Alkannin gefärbten Oeltropfen sehr ähnlich aus, sind aber weniger stark lichtbrechend. Diese kugligen Gebilde haben fast genau denselben Farbenton wie der rothe Zellsaft vor Einwirkung des Coffeïns resp. Antipyrins. Durch Einwirkung von Coffeïn und Antipyrin werden ganz ähnliche aber ungefärbte Gebilde in den gerbstoffführenden Zellen unter normalen Bedingungen kultivirter Pflanzen geformt und es ist nicht im Geringsten zweifelhaft, dass letztere Gebilde aus einer Verbindung von Gerbstoff und Coffeïn bestehen. Da nun auch der Farbstoff in denjenigen Geweben gebildet wird, wo Gerbstoff verbreitet ist, liegt es sehr nahe anzunehmen, dass der rothe Farbstoff selber eine complicirte Gerbstoffverbindung darstellt. Es wäre indessen möglich, dass bei dem Fällen des Gerbstoffs durch Coffeïn etc. der Farbstoff nur von diesen kugligen Gebilden aufgespeichert wird, in ähnlicher Weise, wie Farbstoffe von niedergeschlagenen Eiweisskörpern und vielen anderen Colloidkörpern gespeichert werden. — Werden die Pflanzen, nachdem ihr rother Farbstoff in solcher Weise niedergeschlagen wurde, wieder in reine Zuckerlösungen versetzt, so lösen sich diese Niederschlage allmählich wieder auf, indem sich die Gerbstoff-Coffeïn-Verbindung nach und nach dissociirt.[1])

---

1) Vergl. über diesen Gegenstand: E. Overton, Ueber die osmotischen Eigenschaften der Zelle etc. Festschrift d. Naturf.-Gesellsch. in Zürich, 1896, p. 397–99, abgedruckt in der Zeitschr. f. physik. Chemie, Bd. 22, p. 301–343, 1897.

Vergleicht man *Hydrocharis*-Pflanzen, die in reinem Wasser und in Zuckerlösungen längere Zeit nebeneinander kultivirt werden, so fällt es ferner sogleich auf, dass die Pflanzen der Zuckerkulturen bedeutend mehr Stärke in den Blattmesophyllzellen beherbergen, als die in reinem Wasser kultivirten Pflanzen, ohne dass übrigens die Stärkemenge in den Blättern jemals eine gerade excessiv grosse wird. Bei Pflanzen, die recht lange in Zuckerlösungen kultivirt werden, ist ferner die Stärkemenge in dem kurzen Stengel viel reicher als bei Wasserkulturen.

Von anderen Hydrocharitaceen wurden einige Untersuchungen mit *Elodea canadensis* und *Vallisneria spiralis* angestellt, deren Resultate kurz mitgetheilt werden mögen. *Trianea bogotensis (Hydromystria stolonifera)*, eine der nächsten Verwandten von *Hydrocharis*, war im hiesigen botanischen Garten ausgegangen und konnte daher nicht untersucht werden. Dasselbe gilt von *Stratiotes*.

Wenn man im Frühling junge Sprosse von *Elodea canadensis*, welche bei starker Beleuchtung in seichtem Wasser gewachsen sind, etwas genauer betrachtet, so lässt sich leicht beobachten, dass die jüngeren Blätter, bis etwa in eine Entfernung von 5 cm vom Vegetationspunkt, in ihrer Mediane etwas röthlich angelaufen sind. Später im Jahre, wenn das Wasser selbst während der Nacht nicht unter etwa 18—20° C. fällt, ist dieser röthliche Anflug nicht mehr zu erkennen. Wenn man aber die Temperatur des Wassers, in welchem die *Elodea* wächst, ziemlich niedrig hält, z. B. nie über 18° C. steigen lässt, so zeigen die jüngeren Blätter den ganzen Sommer über bei genügend starker Beleuchtung einen solchen röthlichen Anflug[1]). Auch bei *Elodea* ist ein ähnlicher Antagonismus zwischen der Wirkung starker Beleuchtung und höherer Temperatur wie bei *Hydrocharis* zu constatiren, nur ist bei *Elodea* die Tendenz zur Rothfärbung sehr viel weniger ausgeprägt als bei *Hydrocharis* und der Zellsaft erreicht in den Blattzellen niemals einen wirklich intensiven Farbenton.

Bei Kulturen in 2—3proc. Invertzuckerlösungen lässt sich diese röthliche Färbung der jüngeren Blätter künstlich hervorrufen, doch erreicht die Färbung auch unter diesen Umständen nur eine

---

1) Dies gilt wenigstens für Pflanzen, welche in dem zürcherischen Leitungswasser ohne Zusatz kultivirt werden. Bei einem höheren Gehalt des Wassers an Nährsalzen dürfte die röthliche Färbung ganz ausbleiben; es wurden indessen über diesen Punkt keine Versuche angestellt.

geringe Intensität und greift nicht weit über die Blattmediane hinaus. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, dass es vornehmlich die langgestreckten Zellen der Blattachse sind, deren Zellsaft gefärbt ist, doch werden häufig namentlich in der unteren Hälfte des Blattes ziemlich viele der benachbarten mehr isodiametrischen Zellen in Mitleidenschaft gezogen. Von Interesse ist es, dass bei relativ stark gefärbten Blättern die Vertheilung des rothen Zellsaftes mit der Vertheilung des Gerbstoffs über das Blatt sozusagen genau zusammenfällt. Der Gerbstoffgehalt des *Elodea*-Blattes ist stets geringfügig, so dass derselbe leicht übersehen werden kann; die langgestreckten Zellen der Blattachse scheinen indessen, wenigstens unter normalen Vegetationsbedingungen, stets geringe Mengen Gerbstoff zu enthalten, die Zellen auf beiden Seiten dieser langgestreckten Elemente wenigstens sehr häufig, aber meist in geringeren Mengen.

Vallisneria spiralis: Unter günstigen Lebensbedingungen sind sowohl die ganz jungen wie die älteren Blätter gesunder Exemplare von *Vallisneria* gänzlich frei von rothem Zellsaft, auch dann, wenn sie gut beleuchtet werden. Bei Exemplaren, welche in Folge langdauernder mangelhafter Beleuchtung kränklich geworden sind, besitzen aber nicht selten die jüngeren Blätter, namentlich in ihren unteren Hälften, eine hellrothe Farbe. Werden solche Pflanzen in 2—3 proc. Lösungen von Invertzucker gebracht, so nimmt die rothe Färbung an Intensität zu und erstreckt sich meist auch über einen Theil der älteren Blätter. Der Farbstoff ist hauptsächlich in den Epidermiszellen localisirt, kann aber in den tieferliegenden Zellen ebenfalls vorkommen. Vollständig gesunde Pflanzen (aus dem Luganosee stammend) färbten sich in 3 proc. Invertzuckerlösungen innerhalb 4 Wochen nicht, doch ist zu bemerken, dass der Versuch im Herbste angestellt wurde. *Vallisneria* ist jedenfalls viel weniger günstig für solche Versuche als *Hydrocharis*.

Potamogetonaceen: Von *Potamogeton*-Arten wurden Versuche nur mit *P. perfoliatus*, *P. pectinatus* und *P. pusillus* angestellt. In Lösungen von Invertzucker ergaben die zwei ersten Arten nur negative Resultate, dagegen werden die Blätter von *P. pusillus* in 2—3 proc. Lösungen nach acht bis zehn Tagen röthlich. Diese röthliche Färbung erlangt allerdings niemals grössere Intensität, ist aber immerhin bedeutend stärker als man bei Exemplaren, die unter normalen Verhältnissen in der Ebene gewachsen sind, jemals antrifft. In den Gewässern des Ober-Engadins (in Höhen von 1700 bis über 2300 m) habe ich allerdings eine *Potamogeton*-Art, welche zu dem

Verwandtschaftskreis von *P. pusillus* gehört, angetroffen, deren Blätter ebenso stark röthlich waren als meine in Zuckerlösung kultivirten Exemplare der Ebene. Ob aber diese im Engadin vorkommende Form wirklich *P. pusillus* ist oder zu der sehr nahe verwandten Art, *P. rubellus* gehört, kann ich nicht mit Bestimmtheit angeben.

Najaceen: Die Stengel von *Najas major* und *N. minor* sind bei Kultur in schwächerem Licht rein grün gefärbt; bei stärkerer Beleuchtung kultivirt, pflegt dagegen der Stengel roth punktirt zu sein, ja bei *N. minor* kann derselbe fast gleichmässig röthlich gefärbt erscheinen und in den Blättern werden in diesem Falle ebenfalls einzelne Zellen mit rothem Zellsaft angetroffen. Die Kultur in Zuckerlösungen hatte bei *N. major* fast keine, bei *N. minor* nur eine geringe Wirkung, was die Rothfärbung anbetrifft; es muss indessen bemerkt werden, dass die Versuche erst in der zweiten Hälfte September, gegen Ende der Vegetationsperiode, angestellt wurden.

Lemnaceen und Araceen: Versuche mit *Lemna minor* und *L. trisulca* in Lösungen von verschiedenen Zuckerarten ergaben durchaus negative Resultate. Auch während des Winters nehmen diese beiden *Lemna*-Arten keine röthliche Färbung an. Es ist bemerkenswerth, dass beide Arten frei von Gerbstoff sind, während *Spirodela polyrrhiza*, dessen Laub (wenigstens auf der Unterseite) und Wurzeln roth gefärbt sind, Gerbstoff enthält. Der Farbstoff ist in den Zellen der subepidermalen Schicht localisirt. — Ebenso negativ wie bei *Lemna* fielen auch die Versuche mit *Pistia Stratiotes* aus.

Zu den Beobachtungen und Versuchen bei dicotyledonen Wassergewächsen übergehend, sollen zunächst die bei *Utricularia*-Arten angestellten Untersuchungen besprochen werden, da diese am eingehendsten studirt wurden. Alle einheimischen Arten dürften sich für die Versuche ziemlich gleich gut eignen. Ich benutzte hauptsächlich *Utricularia Bremii*, *Utr. minor* und *Utr. vulgaris*.

Wenn man in der ersten Hälfte April, kurz nachdem die Winterknospen auszutreiben begonnen haben, die Utricularien an ihren natürlichen Standorten aufsucht, so findet man, dass sowohl die „Blätter“ wie auch die Blasen, sofern blasenbildende Blätter schon vorhanden sind — die zu allererst entfalteten Blätter besitzen

bekanntlich keine Blasen —, röthlich angelaufen sind. Die röthliche Färbung ist bei *Utr. vulgaris* meist stärker ausgeprägt als bei *Utr. Bremii* und *Utr. minor*, aber bei allen drei Arten selbst dann deutlich, wenn das Wetter seit dem ersten Austreiben recht trübe gewesen, oder wenn der Graben oder Teich, in welchem die Utricularien sich befinden, leicht beschattet ist. Später im Jahre verschwindet meist diese röthliche Färbung, doch kann dieselbe sich an recht sonnigem Orte und in ziemlich kaltem Wasser auch noch während des Sommers erhalten, namentlich bei *Utr. vulgaris*. Im Sommer ist indessen der röthliche Anflug, wenn überhaupt vorhanden, stets sehr blass und beschränkt sich meist auf die Blasen. Im Herbste, sobald die Temperatur der Gewässer ziemlich niedrig geworden ist, erscheint bei solchen Pflanzen, welche nicht allzu frühzeitig Winterknospen gebildet haben, die Färbung wieder; doch sind in der Regel die Blasen der zuletzt gebildeten Blätter sehr klein und verkümmert, und an diesen ist die Neigung zur Rothfärbung häufig unregelmässig.

In meinem Garten blieb die röthliche Färbung von Exemplaren, welche im halben Schatten in Bottichen erzogen wurden, bei *Utr. Bremii* bis Anfang Mai erhalten, bei *Utr. vulgaris* etwas länger, verschwand aber später vollständig.

Lässt man aber Winterknospen von *Utricularia*-Arten in einem geheizten Zimmer auskeimen, so dass die Temperatur nicht unter circa 18° C. sinkt, so bleiben alle Theile der jungen Pflanzen völlig frei von rothem Zellsaft, selbst dann, wenn die Kultur an einem SSO-Fenster gehalten wird, so dass die Beleuchtung viel stärker ist als an vielen der natürlichen Standorte im Freien, wo die röthliche Färbung recht ausgeprägt ist. Wir haben also hier ganz ähnliche Verhältnisse wie bei *Hydrocharis*; nur ist die Tendenz zur Rothfärbung im Allgemeinen an etwas niedrigere Temperaturen gebunden als bei letzterer Pflanze.

Indem ich zur Besprechung der Kulturversuche in verschiedenen Lösungen übergehe, muss ich vorausschicken, dass die zu den Versuchen benutzten Utricularien längere Zeit vor Anfang des Versuchs in grösseren, vor einem SSO-Fenster gestellten Aquarien gehalten wurden und dafür gesorgt war, dass diese Aquarien keine Krustaceen oder andere makroskopisch sichtbare Thiere enthielten. Die Blasen waren daher im Innern stets frei von organischem Detritus und vor Anfang des Versuchs rein grün gefärbt. Ich füge hinzu, dass Utricularien, namentlich *Utr. Bremii*, in solcher Weise

kultivirt, dennoch durchaus gesund bleiben und gut wachsen, aber allerdings nicht zum Blühen kommen. Im Uebrigen blüht auch im Freien am natürlichen Standorte nur ein kleiner Procentsatz der *Utricularia*-Pflanzen.

In der Regel wurde nur der jüngere Theil der Sprosse, etwa in einer Länge von 8—15 cm, zu den Versuchen verwendet.

Versuch: Um 8,15 a. m. des 24. Mai einige Sprosse von *Utricularia Bremii* (?) in 2 % Invertzucker gebracht. Alle Theile der Pflanzen vor Anfang des Versuchs rein grün gefärbt. — Um 9,00 a. m. des 26. Mai zeigen weder die jüngeren (makroskopisch wahrnehmbaren) noch die ausgewachsenen Blasen irgend eine Andeutung von röthlicher Färbung. dagegen sind einzelne Endknospen leicht röthlich angehaucht. Um 4,05 p. m. desselben Tages zeigen auch einzelne Blasen an einem Theil ihrer Oberfläche einen eben bemerkbar röthlichen Anflug. — Um 10,00 a. m. des 27. viele der jüngeren Blasen sehr deutlich roth gefärbt aber noch ziemlich blass; alle Endknospen ebenfalls blass röthlich gefärbt. — Am 1. Juni fast alle Blasen ziemlich gesättigt carminroth, die meisten Blattzipfel der ausgewachsenen Blätter schwach röthlich, die jüngeren Blätter und obersten Stengeltheile etwas stärker röthlich gefärbt. Lösung gewechselt. — Am 8. Juni die rothe Farbung der Blasen noch etwas an Intensität zugenommen, die ausgewachsenen Blätter immer noch nur schwach röthlich; Blätter der Endknospen hellroth. Pflanzen alle völlig gesund und gut wachsend. Versuch abgebrochen.

Versuch: Um 8,20 a. m. des 24. Mai einige Exemplare von *Utr. Bremii* (?) in eine 2proc. Lösung von Rohrzucker gebracht und neben Pflanzen in reinem Wasser vor einem SSO-Fenster gestellt. Alle Theile der Pflanzen vor Anfang des Versuches rein grün gefärbt. — Um 9,15 a. m. des 26. einzelne Endknospen mit deutlichem rothen Anflug. Um 4,15 p. m. desselben Tages auch einzelne Blasen sehr schwach röthlich angehaucht. — Am 1. Juni fast alle Blasen roth gefärbt, aber namentlich die etwas älteren Blasen schwächer gefärbt als bei der Kultur in 2 % Invertzucker. — Am 5. Juli, also nach fast anderthalb Monaten (die Lösung wurde inzwischen zweimal gewechselt), Pflanzen noch völlig gesund, weiter wachsend und sich verzweigend. Sie haben bereits das Mehrfache der ursprünglichen Länge erreicht. Schon von etwa dem 6. Juni an alle Blasen gesättigt carminroth, die Blätter schwach bis mässig röthlich gefärbt. Die nebenstehenden Pflanzen in reinem

Wasser stets rein grün ohne die geringste Andeutung eines röthlichen Anhauchs. Versuch abgebrochen.

Versuch: Um 8,^{00} p. m. des 4. Juli *Utricularia minor* in ½proc. Rohrzuckerlösung gebracht. — Um 10,^{05} a. m. des 8. noch keine erkennbare Rothfärbung eingetreten. — Am 11. Juli Endknospe und die jüngeren Blätter und Blasen schwach, aber deutlich röthlich gefärbt; die ausgewachsenen Blasen und Blätter noch rein grün. — Am 12. die ausgewachsenen Blasen ebenfalls mit einem Stich ins Röthliche. — Am 2. August (Lösung inzwischen mehrmals gewechselt) alle Blasen ziemlich gesättigt carminroth; Blätter ebenfalls alle röthlich gefärbt aber schwächer. Pflanze völlig gesund; sie hat eher ein rascheres Wachsthum gezeigt als eine nebenstehende Pflanze in reinem Wasser und sieht kräftiger aus. — Gegen Ende August immer noch gesund und weiter wachsend. Versuch abgebrochen.

Eine grosse Anzahl weiterer Versuche in Lösungen von Traubenzucker, Invertzucker und Rohrzucker, deren Concentrationen zwischen ½ und 5 % wechselten, haben stets ohne Ausnahme Rothfärbung der Blasen und in geringerem Grade der Blätter bewirkt, die schwächeren Lösungen langsamer als die höher concentrirten. Nur gegen Ende der Vegetationsperiode, nachdem die Winterknospen angelegt worden sind, ist das Eintreten der rothen Färbung weniger regelmässig oder sogar ganz ausbleibend.

In Lösungen von nicht mehr als 3 % Rohrzucker oder nicht mehr als 2 % Invertzucker scheinen die Pflanzen auf unbegrenzte Dauer gesund zu bleiben, soferne man durch häufigeres Wechseln der Lösung dem Eintreten von Gährungen u. dgl. vorbeugt. Bei stärkeren Lösungen wird das Wachsthum mehr oder weniger beeinträchtigt.

Utricularia vulgaris verhält sich ganz ähnlich wie *Utr. minor* oder *Utr. Bremii*, etwa davon abgesehen, dass bei *Utr. vulgaris* das erste Eintreten der Rothfärbung weniger regelmässig basipetal fortschreitet. Es ist sogar bei dieser Art wohl häufiger, dass die erste erkennbare Rothfärbung bei den Blasen, die etwa 3—4 cm entfernt von der Vegetationsspitze liegen, zuerst eintritt. Es werden ferner bei dieser Art beim Fortschreiten der Rothfärbung nicht selten zunächst einzelne Blätter übersprungen.

Bei *Utricularia* tritt ebensowenig wie bei *Hydrocharis* Rothfärbung in den Zuckerkulturen ein, wenn dieselben in vollständigem Dunkeln gehalten werden. Es ist indessen erwähnenswerth, dass

Utricularien, die während 3 Wochen im Dunkeln in 2 % Invertzucker kultivirt wurden, schon nach circa 10 Stunden Beleuchtung stellenweise einen schwachen röthlichen Anflug zeigten, während bei Pflanzen, die gleich nach dem Einsetzen in eine Lösung von Invertzucker derselben Concentration beleuchtet werden, die erste Andeutung einer Rothfärbung erst nach circa 48 Stunden einzutreten pflegt. Es erhebt sich nun die Frage, ob der raschere Eintritt der Färbung in dem ersten Falle darauf beruht, dass schon im Dunkeln eine Vorstufe des Farbstoffs (etwa ein Leukofarbstoff) in dem Zellsaft gebildet wird, die dann bei Beleuchtung (etwa unter Aufnahme von Sauerstoff) in den eigentlichen Farbstoff übergeht, oder ob es einfach darauf zurückzuführen ist, dass während des Aufenthalts im Dunkeln bedeutende Mengen Zucker schon in die Pflanze aufgenommen worden sind und bei beginnender Beleuchtung sofort bearbeitet werden können, während bei Pflanzen, die gleich nach dem Einsetzen in eine Zuckerlösung an das Licht gestellt werden, einige Zeit verstreicht, bis merkliche Mengen Zucker von den Zellen aufgenommen werden. Diese Frage muss ich leider vorläufig unentschieden lassen, da ich bis zum Schlusse der Vegetationsperiode nicht die Muse fand, um darüber die nöthigen Experimente auszuführen. Ich denke indessen die Frage im Auge zu behalten.

Es ist sehr merkwürdig, dass Rohrzucker sowohl von *Hydrocharis* als auch von *Utricularia* nur sehr wenig langsamer aufgenommen wird als Traubenzucker oder Fructose (Laevulose), während in meinen Versuchen mit Landpflanzen Rohrzucker, sofern er überhaupt aufgenommen wurde, immer viel langsamer als die beiden genannten Monosaccharide Aufnahme fand. Es muss auch betont werden, dass der Rohrzucker als solcher und nicht etwa erst nach der Hydrolyse von *Hydrocharis*- und *Utricularia*-Arten aufgenommen werden muss; denn in einer 2proc. Lösung von Rohrzucker kultivirt, ist nach 5 Tagen die röthliche Färbung viel bedeutender als bei gleich langer Kultur in einer $^1/_2$ proc., oder sogar als in einer 1proc. Lösung Invertzucker, während andererseits die Rohrzuckerlösung, in welcher die Pflanzen kultivirt werden, selbst nach 2 Wochen nur äusserst wenig hydrolysirt ist. Es muss übrigens vorläufig durchaus unentschieden bleiben, ob die Aufnahme des Traubenzuckers und Rohrzuckers ein rein osmotischer Vorgang ist, oder ob die Zellen bei der Aufnahme activ betheiligt sind. Auf osmotometrischem Wege kann man bei den Wurzelhaaren von *Hydrocharis*,

die sonst zu solchen Versuchen ausserordentlich geeignet sind, innerhalb 24 Stunden weder eine Aufnahme von Rohrzucker noch von Traubenzucker nachweisen[1]). Aus verschiedenen Gründen kann indessen auf osmotometrischem Wege ein sehr langsames Eindringen nicht sicher nachgewiesen werden, oder nur nach Ausführung einer grösseren Menge recht umständlicher Controlversuche.

Von den Kulturversuchen in anderen Lösungen als Rohrzucker und Invertzucker dürfte es genügen, wenn ich über die Endresultate derselben zusammenfassend berichte, ohne die Details der Versuche anzugeben.

In 2—5 % Milchzucker tritt innerhalb 2 Wochen überhaupt keine Färbung bei *Utricularia*-Arten ein; nach 3—4 Wochen eine sehr schwache, die wohl sicher auf einer geringen hydrolytischen Spaltung des Milchzuckers beruht. In Galactose tritt überhaupt keine Färbung ein. Ebensowenig wurde die geringste röthliche Färbung erzielt bei der Kultur einer *Utricularia* zuerst in 2 proc., später in einer 4 proc. Lösung von Glycerin. In einem weiteren Versuche in einer Glycerinlösung, deren Concentration innerhalb eines Monats allmählich von 2 auf 10 % gesteigert wurde, kam ebensowenig eine Röthung zur Beobachtung, obgleich die Pflanze am Leben blieb und bis zum Abschlusse des Versuchs Wachsthum zeigte, freilich aber bei Fortdauer des Versuchs immer kränklicher aussah. Ebenso negativ wie in den zuletzt genannten Lösungen fielen die Versuche bei der Kultur in Salzlösungen aus.

Zu den mikroskopischen Befunden übergehend, muss ich mich damit begnügen, die anatomische Vertheilung des rothen Zellsafts in den Blasen von *Utricularia Bremii* oder *Utr. minor* anzugeben. Die Untersuchung ist am besten dann auszuführen, wenn die Rothfärbung annähernd ihr Maximum erreicht hat. Es sind in diesem Falle sämmtliche Zellen der inneren Zellschicht der Blase ziemlich stark rothgefärbt; sehr intensiv gefärbt sind die Trägerzellen der vierstrahligen Drüsen. Die vier ungleich langen, schmalen Zellen

1) Wenn man eine ganze *Hydrocharis*-Pflanze z. B. in eine 5 proc. Lösung [illegible] Rohrzucker bringt, so kann allerdings der osmotische Druck des Zellsafts der Wur[illegible] haare innerhalb 24 Stunden um ca. zwei Atmosphären zunehmen; indessen ber[illegible] diese Zunahme höchst wahrscheinlich, wenigstens zum grössten Theil, nicht auf ei[illegible] Aufnahme des Rohrzuckers, sondern auf einer Einwanderung von Stoffen aus [illegible] Blättern, resp. aus dem Stengel bei vorübergehend aufgehobenem Wachsthum, d[illegible] beim Einsetzen einer abgeschnittenen Wurzel in 5 proc. Rohrzucker findet keine erh[illegible]liche Zunahme des osmotischen Drucks des Zellsaftes statt.

welche diese Drüsen zusammensetzen, enthalten ebenfalls rothen Zellsaft, doch ist die Farbe derselben viel weniger intensiv als diejenige der Trägerzellen. Alle anderen Drüsenzellen und ebenso die äussere Zellschicht der Blasen bleiben stets farblos, desgleichen die Zellen, welche die am Eingang der Blase befindlichen Borsten aufbauen. Die Zellen der inneren Fläche der Klappe sind gefärbt, aber zum Theil blau, im Gegensatz zu allen anderen Zellen; ihr Zellsaft reagirt also zum Theil alkalisch.

Durch Lösungen von Coffeïn und Antipyrin werden keine Niederschläge erzeugt, obgleich beide Verbindungen nachweisbar leicht in die lebenden Zellen eindringen. Kaliumbichromat bewirkt in denjenigen Zellen, welche den rothen Zellsaft enthalten, einen äusserst feinkörnigen hellgelben Niederschlag, den man bei Untersuchung mit schwacher Vergrösserung leicht übersehen kann. Sehr schwache Lösungen von Methylenblau verursachen in denselben Zellen einen geringen Niederschlag von ähnlicher Beschaffenheit, wie er in gerbstoffhaltigen Zellen durch dasselbe Reagenz gebildet wird. Es ist also wahrscheinlich ein Gerbstoff in dem Zellsaft dieser Zellen vorhanden, aber nur in geringer Menge.

Wie eingangs bemerkt, wurden zu den besprochenen Versuchen nur solche *Utricularia*-Pflanzen verwendet, denen die Möglichkeit, Beute zu erwischen, vollständig abgeschnitten wurde. Es würde uns zu weit von dem eigentlichen Thema ablenken, wenn ich hier auf die Verhältnisse bei solchen Blasen, welche Thiere gefangen haben, eingehen würde, so interessant die Erscheinungen sind. Zudem sind meine Studien über diesen Gegenstand noch nicht zum Abschlusse gelangt und können erst in der nächsten Vegetationsperiode fortgesetzt werden. Ich hoffe die Ergebnisse der Untersuchung später in einem besonderen Aufsatz bekannt zu geben.

Aldrovandia vesiculosa konnte leider aus Mangel an Material nicht untersucht werden; wegen der vielen Analogien mit *Utricularia* wäre eine solche Untersuchung sehr erwünscht gewesen.

Trapa natans: Diese Pflanze ist weniger günstig für Versuche über die Wirkungen von Zuckerlösungen und dergl., eignet sich dagegen vorzüglich, um den Einfluss von Licht und Temperatur auf das Eintreten der rothen Färbung zu studiren.

Meine Beobachtungen und Versuche über *Trapa* sind zum Theil an ihrem natürlichen Standorte, zum Theil an Exemplaren, die in dem Garten von Professor Dodel, in dem Garten meines Wohn-

hauses und im botanischen Laboratorium kultivirt wurden. Diese kultivirten Exemplare stammten von dem kleinen Muzzano-See in der Nähe von Lugano, wo *Trapa* in einer Anzahl Kolonien in grosser Menge vorkommt. An demselben Standorte wurden auch meine Studien an der wildwachsenden Pflanze gemacht.

Wenn man *Trapa* an recht schattigem Standorte untersucht und die Temperatur des Wassers nicht zu niedrig ist (z. B. nicht unter etwa 12—14° C. fällt), so findet man alle Theile der Pflanze völlig frei von rothem Zellsaft, oder es sind höchstens vereinzelte Partien der Pflanze etwas röthlich angehaucht. In leichterem Schatten bei ziemlich hoher Wassertemperatur findet man die Blattspreiten rein oder fast rein grün, dagegen die Blattstiele und den Stengel mehr oder weniger stark roth gefärbt. In völlig freier Lage, während des ganzen Tages dem directen Sonnenlicht ausgesetzt, pflegen die Blattstiele und in etwas geringerem Grade auch die Stengel intensiv roth gefärbt zu sein, die Wurzeln sind dann meist hellviolett, die Spreiten der Schwimmblätter mehr oder weniger röthlichbraun und nur die Wasserblätter sind fast frei von rothem Zellsaft. Die Intensität der rothbraunen Farbe der Blattspreiten ist aber ausserordentlich stark abhängig von der Temperatur des Wassers. In dem Muzzano-See, wo die Wassertemperatur zu der Zeit meines Besuchs 26—28° C. betrug, hatte die Farbe selbst der am sonnigsten stehenden Pflanzen nie einen tieferen rothbraunen Ton, obgleich während der letzten 3 Wochen vor meinem Besuche das Wetter ununterbrochen beinahe wolkenlos gewesen war. Als aber einige dieser Pflanzen in ziemlich kaltem Wasser (8—14° C.) in Professor Dodel's und in meinen Garten versetzt wurden, nahmen die Blätter innerhalb weniger Tage einen tiefen rothbraunen Farbenton an und auch die Blattstiele wurden noch intensiver carminroth, selbst dann, wenn die Pflanzen in leichten Schatten gestellt wurden. Andere Pflanzen dagegen, welche warm gehalten und gleich stark oder selbst bedeutend stärker beleuchtet wurden, behielten den helleren Farbenton bei. Es muss noch betont werden, dass alle diese Pflanzen durchaus gesund blieben; die Zunahme der Färbung konnte also keineswegs als eine Absterbungserscheinung aufgefasst werden, um so weniger, als es die noch unausgewachsenen jungen Blätter in gleicher Weise traf. Die allerjüngsten Blätter zeigen unter allen Umständen geringere Neigung zur Rothfärbung als die älteren, doch auch bei ihnen bewirkt niedrige Temperatur nach einiger Zeit eine ziemlich intensive Röthung.

Die rothbraune Färbung der Blattspreiten rührt fast ausschliesslich von dem rothen Zellsaft der oberen Blattepidermis her; die Zellen der unteren Epidermis sind, wenn überhaupt, nur schwach röthlich gefärbt. Die Palissaden waren in allen von mir untersuchten Blättern, selbst bei tief braunroth gefärbten, immer rein grün, ohne die geringste Färbung des Zellsafts. Vereinzelte Blattmesophyllzellen namentlich in den Zellbalken, welche von der Blattmittelrippe ausgehen, sind dagegen häufig mehr oder weniger roth gefärbt. — In intensiver gefärbten Blattstielen enthalten fast alle Zellen der vier oder fünf äusseren Zellschichten rothen Zellsaft, ebenso viele jener Zellen, welche die Septen zwischen den einzelnen Luftgängen aufbauen. Der Farbstoff wird durch Antipyrin und Coffein in ähnlicher Weise wie bei *Hydrocharis* niedergeschlagen. *Trapa* enthält überhaupt bedeutende Mengen Gerbstoff.

Myriophyllum-Arten: Auch bei unseren einheimischen *Myriophyllum*-Arten lässt sich der Einfluss der Temperatur auf die Rothfärbung sehr gut beobachten. In dem relativ kalten und trüben September des Jahres 1897 ist mir die stark röthliche Färbung von *Myriophyllum spicatum* in den Sümpfen bei Samaden und in dem St. Moritzer See sehr aufgefallen. Die betreffenden Gewässer zeigten damals Temperaturen zwischen 9 und 13° C. In diesem Jahre (1898), wo der September sehr schön und warm war und dieselben Gewässer im Engadin Temperaturen von 15—18° C. aufwiesen, waren die *Myriophyllum*-Pflanzen kaum röthlicher gefärbt als bei uns in der Ebene zu derselben Jahreszeit. Wenn man ferner in den ersten Frühlingstagen die erst kürzlich aus den Winterknospen hervorgesprossten *Myriophyllum*-Triebe aufsucht, so findet man Stengel und Blätter der jungen Pflanzen ziemlich intensiv roth gefärbt, auch dann, wenn die jungen Pflanzen keineswegs stark beleuchtet sind. Bringt man solche Pflanzen in ein geheiztes Zimmer, so behalten zwar die schon ganz oder beinahe ausgewachsenen Blätter und Internodien lange Zeit hindurch ihre rothe Farbe fast unverändert bei; dagegen werden die jungen fortwachsenden Theile immer mehr rein grünlich gefärbt trotz bester Beleuchtung. Obgleich mir zur Zeit keine Versuche darüber zur Verfügung stehen, vermuthe ich, dass, wenn man die Winterknospen von *Myriophyllum* in einem geheizten Zimmer austreiben lassen würde, die jungen Pflanzen von vornherein eine fast rein grüne Färbung besitzen dürften, ähnlich wie dies unter gleichen Umständen bei *Utricularia*-Arten der Fall ist.

Die Kulturen in Zuckerlösungen führen bei *Myriophyllum*-Arten ebensowenig wie bei *Trapa* zu einer auffallenden Aenderung in der Färbung der Pflanzen.

Ceratophyllum demersum: Die Versuche, welche mit dieser Pflanze ausgeführt wurden, sind nicht eben zahlreich und wurden zu einer ungünstigen Jahreszeit angestellt. Aus denselben scheint hervorzugehen, dass *Ceratophyllum* sich ganz gut für Versuche mit Zuckerlösungen und dgl. eignet, obgleich dasselbe sich in dieser Hinsicht nicht mit *Hydrocharis* oder *Utricularia*-Arten messen kann. In 2—3proc. Invertzuckerlösungen wurden zahlreiche, aber zerstreut stehende Zellen der Blattzipfel roth oder seltener violett gefärbt. Es sind hauptsächlich die grossen subepidermalen Zellen, zum Theil auch Zellen aus tieferen Schichten, wo mehrere Schichten überhaupt vorkommen, welche rothen Zellsaft führen; die viel kleineren Epidermiszellen bleiben stets ungefärbt. Die Färbung tritt leichter ein bei den Blättern, die 1 - 2 Zoll von dem Vegetationspunkt entfernt liegen, als bei den ganz jungen Blättern. Makroskopisch fällt die Färbung wenig auf, wegen der Zerstreutheit der betreffenden Zellen und der nicht sehr intensiven Farbe des Zellsafts. Mit einer starken Lupe dagegen kann man die Erscheinung gut verfolgen.

Im Herbste, wo meine Versuche angestellt wurden, erscheint die Färbung erst nach 10 Tagen bis 2 Wochen; unter günstigeren Lichtverhältnissen wird vermuthlich eine kürzere Zeit zum Eintritt der Färbung ausreichen. Bei den nebenstehenden Kulturen in Wasser blieb der Zellsaft der Blattzellen ungefärbt.

Indem wir nun die Wasserpflanzen verlassen und zu den Untersuchungen bei Landpflanzen übergehen, mögen einige Bemerkungen über die Versuchsanordnung vorausgeschickt werden.

Um Landpflanzen die Lösungen verschiedener Verbindungen zuzuführen, stehen verschiedene Wege offen:

1. Könnte man bei Topfpflanzen die Erde sehr trocken halt[illegible] und von der Schnittfläche eines Astes oder eines Blat[illegible] stiels aus die Lösung durch die transpirirende Saugwirku[illegible] aufnehmen lassen.
2. Liesse sich bei Topf- oder Freilandpflanzen die Lösung v[illegible] der Schnittfläche eines Astes oder Blattstiels aus dur[illegible] künstliche Injection unter Anwendung von Druck in [illegible] Pflanzen einführen.

3. Liessen sich Wasserkulturen anlegen, wobei man dann, sobald die Pflanzen den nöthigen Entwicklungsgrad erreicht, einfach die zu prüfende Substanz der Nährlösung zuzusetzen hätte.
4. Könnte man abgeschnittene Pflanzentheile in die Lösung der betreffenden Verbindung bringen und zwar so, dass nur die Schnittfläche und unterster Theil des Stengels resp. Blattstiels in die Flüssigkeit taucht, die Lösung zu den übrigen Theilen aber nur vermittelst des Transpirationsstromes gelangt.
5. Endlich liesse sich die ganze Pflanze oder der ganze abgeschnittene Theil derselben in die Lösung untergetaucht halten.

Eine einfache Begiessung der Topferde mit der Lösung kann dagegen im Allgemeinen nicht in Anwendung gebracht werden, wo es sich um die Lösungen von organischen Verbindungen handelt, da solche Verbindungen unter diesen Umständen häufig eine Zersetzung erleiden dürften, ehe sie von der Pflanze aufgenommen würden.

Wegen ihrer Einfachheit habe ich hauptsächlich die Methode 4 angewandt. Die ebenso einfache Methode 5 wurde zwar ebenfalls ziemlich häufig versucht, hat sich aber nicht gut bewährt.

Schon die ersten Versuche haben gezeigt, dass die Methode 4 mit der nöthigen Umsicht in vielen Fällen vollständig ausreicht, nur darf man parallele Controlversuche nie unterlassen. Im Uebrigen ist das Unterlassen von Controlversuchen bei physiologischen Arbeiten fast stets gefährlich und die Anstellung solcher Versuche kostet selten viel Zeit.

Die Methoden 1 und 2 würden sich sicherlich in vielen Fällen empfehlen, indem die Versuche meist viel länger ausgedehnt und beliebig unterbrochen werden könnten; sie sind indessen etwas umständlich, so dass die Zahl der Versuche, die in einem gegebenen Zeitraum ausgeführt werden können, viel geringer ist als bei Anwendung der Methode 4.

Was die Methode 3 anbetrifft, so ist es jedem bekannt, wie viel Zeit man auf Wasserkulturen anwenden muss, wenn die Pflanzen wirklich gut gedeihen sollen. Die Methode hat auch verschiedene andere Nachtheile, auf die ich indessen hier nicht eingehen will.

Es scheint mir zweckmässig, auch bei den Landpflanzen die Versuche an einzelnen Arten, die sich zu den Untersuchungen besonders gut eignen, etwas eingehender zu schildern, um dann die Versuche bei den übrigen der Prüfung unterworfenen Pflanzen mehr zusammenfassend zu besprechen.

Wir beginnen mit den Versuchen bei *Lilium Martagon*.

Versuch: Um 10,⁰⁵ p. m. des 14. Mai Stengel von *Lilium Martagon* in 2proc. Invertzucker gebracht. Stengel und Blätter vor Anfang des Versuchs rein grün gefärbt, nur die kurzen Blattstiele etwas röthlich. Gewicht der Pflanze 20 g. Gewicht von Flasche, Lösung und Pflanze zusammen 1258 g zu Anfang des Versuchs. Die Versuchspflanze wurde vor ein SSO.-Fenster gestellt neben mehreren anderen in reinem Wasser gehaltenen Stengeln von *Lilium Martagon*. — Um 8,²² p. m. des 15. (Tag schön und warm gewesen) Gewicht der Pflanze unverändert; Gewicht von Allem zusammen 1233 g, also 22 g Flüssigkeit transpirirt. — Um 9,¹⁵ p. m. des 16. (Tag meist schön und sonnig) Alles zusammen 1215 g. Gewicht der Pflanze unverändert, weiterer Transpirationsverlust also 18 g. Pflanze völlig turgescent und gesund, Blätter und Stengel noch rein grün. — Um 1,¹⁵ p. m. des 20. (die letzten Tage meist trübe) Alles zusammen 1202 g; Gewicht der Pflanze noch unverändert, Gesammtverlust durch Transpiration 56 g (fast dreimal das Gewicht der Pflanze); Blätter namentlich gegen die Spitze hin ziemlich stark röthlich gefärbt, aber ganz gesund aussehend. Die Blätter der Controlpflanzen noch rein grün. — Während der nächsten Tage nahm die Rothfärbung immer mehr zu, bis etwa ²/₃ bis ³/₄ der Blattspreite roth gefärbt wurde. Die Blätter senkten sich nicht merklich, sondern behielten noch Tage lang nach Eintreten der Rothfärbung den ursprünglichen Neigungswinkel zu dem Stengel bei. Die Blätter der Controlpflanzen zeigten nie eine Spur von Rothfärbung, sondern wurden allmählich geil. — Die mikroskopische Untersuchung ergab, dass die Mehrzahl der Palissaden, viele subepidermale Zellen der Blattunterseite und vereinzelte Zellen in tieferen Zellschichten rothen Zellsaft enthielten und zwar war der Zellsaft meist intensiv roth gefärbt. Obere und untere Epidermiszellen blieben alle farblos wie in den folgenden Versuchen.

Versuch (Protocoll nur auszugsweise gegeben): Um 2,⁰⁰ p. m. des 5. Juni abgeschnittene Stengel von *Lilium Martagon* in 2proc. Invertzucker gebracht und vor ein WSW.-Fenster gestellt

Gewicht der Pflanze 48 g. — Bis 8,35 a. m. des 8. Juni 102 g Flüssigkeit transpirirt (also mehr als das Doppelte des Gewichts der Pflanze); selbst mit der Lupe sind noch keine rothe Stellen an den Blättern aufzufinden. Um 9,20 p. m. desselben Tages viele zerstreute Palissaden, namentlich an den unteren Blättern mit rothem Zellsaft, und zwar ist der Zellsaft in diesen fast durchweg ziemlich intensiv gefärbt; der Zellsaft der umgebenden Zellen gar nicht gefärbt. — Um 8,00 a. m. des 9. im Ganzen 130 g Flüssigkeit transpirirt; viele Blätter des untersten Quirls mit ausgedehnten rothen Stellen (zum Theil mehr als die Hälfte der Blattfläche roth gefärbt). An den oberen Blattquirlen nur zerstreute Palissaden mit rothem Zellsaft. — Um 9,08 a. m. des 13. Juni alle Blätter mehr oder weniger stark roth gefärbt, viele namentlich gegen die Spitze hin fast schwarzroth. Die Blätter des untersten Quirls meist absterbend und welkend, alle andern Blätter noch turgescent und nicht herabhängend; Stengel noch gesund. Gesammtverlust durch Transpiration 200 g, Wetter in den letzten Tagen trübe. — Die Pflanze wurde noch einige Tage in Beobachtung gehalten; die Blätter wurden immer stärker roth. Der von vornherein mehr oder weniger rothgefärbte Stengel änderte seine Farbe während des Versuchs nicht merklich. — Die Blätter der nebenstehenden Controlpflanzen wurden allmählich gelb, ohne die geringste Andeutung von Rothfärbung zu zeigen. Dieselben fingen an abzusterben, mindestens ebenso früh als bei der Versuchspflanze.

Es wurden circa 20 weitere Versuche mit *Lilium Martagon* in Invertzuckerlösungen angestellt: in jedem einzelnen Falle trat Rothfärbung der Blätter ein, bisweilen etwas stärker, bisweilen etwas schwächer, während bei den Controlpflanzen, welche unter genau gleichen Beleuchtungsverhältnissen standen, eine Rothfärbung der Blätter ebenso constant vollständig ausblieb.

Die zwei folgenden Versuche mit Traubenzucker und Fructose (Laevulose) wurden zu gleicher Zeit angestellt und die Objekte nebeneinander vor ein SSO.-Fenster gestellt, also unter möglichst gleichen Temperatur- und Lichtverhältnissen gehalten.

Versuch mit Traubenzucker: Um 8,00 p. m. des 9. Juli *Lilium Martagon* (31 g) in 2proc. chemisch reinen Traubenzucker gebracht. Bis 2,22 p. m. des 12. Juli 66 g Flüssigkeit transpirirt; Blätter alle gesund, noch keine Rothfärbung. Um 9,00 a. m. des 13. Juli Rothfärbung deutlich, aber noch nicht stark. Im Laufe

der nächsten Tage wurde die Rothfärbung der Blätter recht intensiv.

Versuch mit Fructose: Um 8,[03] p. m. des 9. Juli *Lilium Martagon* (26 g) in 2proc. Fructose (Laevulose) gebracht. Um 2,[15] p. m. des 12. Juli 71 g Flüssigkeit transpirirt; alle Blätter gesund und über der ganzen Oberfläche der unteren Blätter ziemlich gleichmässig vertheilt viele zerstreut stehende Palissaden mit rothem Zellsaft; dagegen sind noch keine subepidermalen Zellen der Blattunterseite roth gefärbt. — In der Folge wurden die Blätter intensiv roth.

Bei diesen beiden Versuchen ist die Rothfärbung in der Fructose-Lösung etwas früher eingetreten; indessen war auch die Transpiration bei der Pflanze in dieser Lösung, namentlich im Verhältniss zu dem Gewichte der Pflanze, etwas stärker.

Versuch mit Rohrzucker: Um 9,[37] p. m. des 14. Mai *Lilium Martagon* (56 g) in 2proc. Rohrzucker gebracht neben einer Controlpflanze in 2proc. Invertzucker. — Um 9,[25] a. m. des 16. Mai 76 g Flüssigkeit transpirirt, Blätter noch frisch und turgescent, haben sich indessen etwas gesenkt und liegen ungefähr horizontal ausgebreitet; keine Aenderung in der Farbe. — Um 12,[10] p. m. des 20. Mai im Ganzen 115 g transpirirt; die Blätter haben sich noch etwas mehr gesenkt, sehen aber sonst frisch und gesund aus, zeigen aber keine Andeutung von Rothfärbung, während die Blätter der Controlpflanze in Invertzucker schon stark roth sind und sich seit Anfang des Versuchs nicht merklich gesenkt haben. — Um 2,[25] p. m. des 22. Mai zeigen die Blätter hier und da eine vereinzelte Palissadenzelle mit rothem Zellsaft; sie beginnen etwas zu vergilben. — Um 11,[09] a. m. des 23. Mai merkt man bei oberflächlicher Betrachtung keine Andeutung von Rothfärbung; sieht man aber genauer zu, so erweisen sich die Blätter ziemlich gleichmässig von feinen rothen Pünktchen übersät, die von zahlreichen einzeln und in kleinen Gruppen beisammen stehenden Palissaden mit rothem Zellsaft herrühren. — In der Folge nahmen die Grösse und Zahl der rothgefärbten Punkte zu, aber es kam überhaupt nicht zur Entstehung von ausgedehnten gleichmässig roth gefärbten Flecken.

Weitere Versuche mit Rohrzucker ergaben ähnliche Resultate. Immer tritt die Rothfärbung viel später auf als bei Invertzuckerlösungen und bleibt stets schwach; auch das Senken der Blätter ist eine constante Erscheinung, wenn die Transpiration einger-

massen stark ist. Sterben die Blätter etwas frühzeitig ab, oder ist die Witterung ungünstig, so kann in Rohrzuckerlösungen eine rothe Färbung der Blätter ganz unterbleiben.

Es lässt sich aus diesen Versuchen mit Bestimmtheit entnehmen, dass Rohrzucker von den Blattzellen schwerer aufgenommen wird als Traubenzucker oder Fructose; denn nur so lässt sich erklären, dass in 2proc. Rohrzuckerlösungen die Blätter sich fast regelmässig mehr oder weniger senken, während in 2proc. Invertzuckerlösungen ein solches Senken nicht eintritt, obgleich letztere einen fast doppelt so hohen osmotischen Druck besitzen.

In Galactose- und Milchzuckerlösungen kommt niemals eine Rothfärbung der Blätter bei *Lilium Martagon* vor.

Versuche mit Glycerin: Es wurden mehrere Versuche mit Glycerinlösungen gemacht, da ja bekannt ist, dass verschiedene Pflanzen aus Glycerin Stärke zu bilden vermögen. Alle diese Versuche fielen, so weit ein Rothwerden der Blätter in Betracht kommt, ebenso negativ aus wie bei *Hydrocharis*- und *Utricularia*-Arten. Ich gebe einen Auszug aus einem der Versuchsprotocolle.

Um 2,30 p. m. des 5. Juni *Lilium Martagon* (37 g) in 2 Gewichtsprocent Glycerin (isosmotisch mit einer 7½proc. Rohrzuckerlösung) gebracht. — Um 9,00 p. m. des 7. Juni 84 g transpirirt; Blätter völlig frisch und gesund, ebenso am 8. Juni, aber keine Andeutung von Rothfärbung; die Blätter haben sich gar nicht gesenkt. — Am 13. Juni waren die unteren Blätter schon todt, die oberen Blätter an der Spitze abgestorben, in ihren unteren Hälften noch ziemlich gesund aussehend.

Bei Anwendungen von bloss 1proc. oder noch schwächeren Lösungen bleiben die Blätter lange gesund, aber es tritt dennoch keine Rothfärbung ein.

Das Unterbleiben der Rothfärbung kann nicht darauf beruhen, dass das Glycerin von den Blattzellen nicht aufgenommen wird; denn sonst müssten sich die Blätter (z. B. bei Anwendung einer 2proc. Lösung) schon am zweiten Tage des Versuchs gesenkt haben, wie das schon in einer 5proc. Rohrzuckerlösung (bei nicht allzu schwacher Transpiration) regelmässig geschieht; das Ausbleiben der Rothfärbung kann also nur darauf zurückzuführen sein, dass das in die Blattzelle gelangte Glycerin hier nicht oder nicht genügend schnell in Zucker übergeführt wird.

Versuche mit Salzlösungen: In den zahlreichen Versuchen mit 2–5‰ Lösungen von Salpeter, Kochsalz, Kalium-

sulfat, Kaliumäthylsulfat etc. fand niemals eine Rothfärbung statt. Ich begnüge mich mit der Mittheilung eines einzigen Versuchs. Um 10,10 p. m. des 5. Juni *Lilium Martagon* (42 g) in 4 ‰ Kaliumnitrat (isosmotisch mit einer circa 2¼ proc. Rohrzuckerlösung) gebracht. — Um 9,05 a. m. des 9. Juni 118 g transpirirt; die Blätter haben sich etwas gesenkt, sehen aber sonst völlig frisch und gesund aus. — Bis 9,15 a. m. des 13. Juni 166 g transpirirt. Das Senken der Blätter ist noch etwas auffallender, aber nicht sehr stark. Die unteren Blätter beginnen abzusterben, die oberen sind meist gelblich, ganz wie bei Pflanzen, die längere Zeit in reinem Wasser verweilt haben. Mit einer starken Lupe untersucht, liess sich keine einzige Palissade mit rothem Zellsaft auffinden. Auch in der Folge trat nirgends rother Zellsaft auf.

Ganz ähnlich spielten sich die Erscheinungen ab in anderen Salzlösungen. Immer wurden die Blätter gelblich, nie röthlich vor dem Absterben, ganz so wie in reinem Wasser.

Bei Gelegenheit einiger osmotischer Versuche im Sommer des Jahres 1893 machte ich die Beobachtung, dass, wenn man abgeschnittene Stengel von *Lilium Martagon* und einiger anderer Pflanzenarten in Lösungen von verschiedenen einwerthigen Alkoholen (z. B. Aethylalkohol oder Amylalkohol) oder Ketonen, in Lösungen von Aethyläther etc. bringt und die Concentrationen dieser Lösungen einen gewissen (für jede Verbindung verschiedenen) Grad überschreiten, die Blätter nach einigen Tagen eine rothe Färbung annehmen, die mit der Zeit immer intensiver wird. Der Umstand, dass diese Färbung durch so verschiedene Körper wie Aethylalkohol, Amylalkohol, Aceton und Aethyläther bewirkt wird, hat mich damals zu dem Schlusse geführt, dass diese Verbindungen nicht selbst als Material für die Bildung des Farbstoffs dienen könnten, sondern dass dieselben nur durch eine Art von Reizwirkung die Bildung des Farbstoffs einleiten.[1]) Nun war es mir aber schon damals aufgefallen, dass die Bildung von rothem Zellsaft in den Blättern nur dann erfolgte, wenn die Lösungen eine so hohe Concentration besassen, dass dieselbe genügen würde, die meisten direct in die Lösung gebrachten Pflanzenzellen zu narcotisiren.

1) Auf diese Versuche bezieht sich die Angabe über die Bildung von Farbstoffen durch die Reizwirkung gewisser in die Zelle künstlich eingeführter Verbindungen in meinem Aufsatze „Ueber die osmotischen Eigenschaften der lebenden Pflanzen- und Thierzelle"; Vierteljahrsschr. d. Naturf. Gesellsch. in Zürich, Bd. XL. 1895, p. 41 des Sep.-Abdr.



In mehr als 30 Versuchen (die zu ganz anderen Zwecken ausgeführt wurden) mit *Lilium Martagon*, das in 3 und 4 Volumenprocent Aethylalkohol gebracht wurde, trat niemals Rothfärbung der Blätter ein, selbst nachdem die Pflanzen das Vielfache ihres eigenen Gewichts der Lösung transpirirt hatten; in 5 Volumenprocent trat die Rothfärbung sehr langsam ein nach Transpiration des mehrfachen Gewichts der Pflanze. In 6 und namentlich in 8 Volumenprocent zeigte sich dagegen die Rothfärbung schon nach wenigen Tagen. Es fiel mir ebenfalls schon damals auf, dass, obgleich die Blattspreiten bei diesen Versuchen namentlich in ihrem oberen Theil völlig turgescent und gesund aussahen, die kurzen Blattstiele resp. die Blattbasen in den meisten Fällen mehr oder weniger schlaff waren, so dass die Blätter in grösserem oder geringerem Grade herabhingen; nur in den 5 proc. und bisweilen in den 6 proc. Lösungen (und natürlich in den schwächeren) fand ein solches Senken der Blätter auf längere Zeit hindurch nicht statt.

Als ich nun bei der gegenwärtigen Untersuchung fand, dass Lösungen von Traubenzucker sowohl bei *Lilium Martagon* wie auch bei vielen anderen Pflanzen eine Rothfärbung der Blätter verursachten, erinnerte ich mich sofort an diese älteren Versuche, und es schien mir, dass die richtige Interpretation derselben eine etwas andere sei, als ich denselben damals gab. Es musste nämlich, im Lichte der neueren Versuche betrachtet, nahe liegen, dieselben so zu deuten, dass durch den Alkohol, den Aether etc. die Ableitung der Assimilationsproducte aus den Blättern wegen Narkose oder noch tiefer greifender Schädigung der Zellen des Blattstiels und des Stengels stark verzögert oder völlig aufgehoben wird. Bei dem Weiterströmen durch die Blattspreiten werden aber die Lösungen wegen der rascheren Verdampfung des Alkohols, Aethers etc. immer verdünnter, je mehr dieselben sich der Blattspitze nähern, so dass die Concentration nicht mehr ausreicht, um eine Narkose der Zellen der Spreite im apicalen Theil des Blattes, wo die Färbung hauptsächlich stattfindet, zu bewirken. In der That schreitet das Absterben der Blätter von der Basis nach der Spitze fort, wenn man *Lilium Martagon* in stärkere Lösungen von Aethyalkohol (z. B. 8—10 Volumenprocent) bringt.

Ehe wir diese Deutung eingehender zu begründen versuchen, seien zunächst einige dieser Versuche mit Alkoholen etc. mitgetheilt.

Versuch: Um 9,^{33} a. m. des 6. Juni *Lilium Martagon* (42 g) in 8 Volumenprocent Aethylalkohol gebracht. — Bis 8,^{38} a. m.

des 7. Juni 30 g der Lösung transpirirt; die unteren Flächen der Blätter riechen ziemlich stark nach Alkohol, die unteren Blätter etwas herabhängend, Blattstiele aber sonst gesund aussehend. — Um 9,10 p. m. des 7. im Ganzen 50 g Lösung transpirirt; alle Blätter mit Ausnahme der obersten herabhängend, Stiele der untersten todt aber nicht vertrocknend, alle Blattspreiten noch völlig turgescent und gesund aussehend, keine Rothfärbung. — Um 9,07 a. m. des 8. im Ganzen 60 g transpirirt; trotz sorgfältigster Untersuchung mit starker Lupe keine Palissaden mit rothem Zellsaft aufzufinden, Blattspreiten alle gesund. Am Abend desselben Tages eine Anzahl Palissaden der untersten Blätter mit ziemlich intensiv rothem Zellsaft erfüllt. — Um 9,10 a. m. des 9. Juni im Ganzen 86 g transpirirt; auch die oberen Blätter mehr oder weniger gesenkt, aber die Blattstielzellen noch ziemlich turgescent und frisch aussehend, die übrigen Blattstiele todt aber nicht vertrocknend; die untersten Blätter an ihrer Basis schlaff, die Spreiten aber sonst turgescent und frisch, die Mehrzahl der Blätter, selbst wenn ihre Blattstiele noch turgescent sind, mit mehr oder weniger ausgedehnten rothen Stellen. — Um 9,05 a. m. des 13. gesammter Transpirationsverlust 152 g. Blätter in den oberen zwei Dritteln ihrer Länge sehr intensiv roth gefärbt, unterster Theil der Blattspreite namentlich bei den unteren Blättern schlaff und abgestorben aber noch nicht vertrocknend; gegen die Spitze der Blätter zu ist die Spreite noch immer turgescent und gesund. Stengel mit Ausnahme des obersten Theils schon seit einigen Tagen völlig schlaff und abgestorben und zusammenschrumpfend, ohne aber eigentlich zu vertrocknen. — Die Blattspreiten blieben in ihrem apicalen Theil noch viele Tage lang turgescent und wurden schwarzroth. Sie gingen schliesslich in Folge Vertrocknung der Blattstiele und der unteren abgestorbenen Theile der Spreite und dadurch bedingter Aufhebung der Flüssigkeitszuleitung zu Grunde.

Versuch mit Methylalkohol (Auszug): Um 11,17 a. m. des 6. Juni *Lilium Martagon* (29 g) in 10 Volumenprocent Methylalkohol gebracht. — Bis 9,10 a. m. des 8. Juni 36 g transpirirt; die Blätter haben sich eben merklich gesenkt, keine Andeutung von Rothfärbung. — Bis 9,00 a. m. des 13. Juni 104 g transpirirt; die Blätter haben sich immer noch nur wenig gesenkt, Blattstiele mit Ausnahme der unmittelbar am Stengel inserirten Stelle, wo der Turgor der Zellen gesunken ist, gesund; Stengel im unteren Theil etwas schlaff, die ganze Blattspreite mit Ausnahme der Basis roth

gefärbt. — Die Blätter blieben noch lange Zeit hindurch turgescent und gesund, nahmen aber eine tiefrothe Farbe an. — Alle Palissaden und die meisten subepidermalen Zellen der Blattunterseite, sowie ziemlich viele andere zerstreut liegende Mesophyllzellen mit intensiv rothem Zellsaft erfüllt. Alle Epidermiszellen beider Blattflächen dagegen farblos.

Als Commentar zu diesem Versuche ist zu bemerken, dass Methylalkohol eine bedeutend geringere „narkotische Kraft" besitzt als Aethylalkohol, wie überhaupt bei den einwerthigen, gesättigten Alkoholen von derselben Structur die narkotische Kraft und die Giftwirkung sowohl für alle Pflanzen- wie für alle Thierzellen mit dem grösseren Molekulargewicht rasch zunimmt. Dies gilt übrigens für viele (nicht alle) andere homologen Reihen, wie ich schon vor Jahren festgestellt habe[1]).

In 5 und 6 Volumenprocent Methylalkohol findet weder eine Senkung noch eine Rothfärbung der Blätter von *Lilium Martagon* statt.

Es scheint mir nicht nöthig, die Versuche mit Aethyläther, Aceton, Amylalkohol u. s. w., wo wir ganz analoge Verhältnisse haben, im Detail mitzutheilen, nur dürfte die Bemerkung nicht ganz überflüssig sein, dass bei Lösungen von Amylalkohol, welche der Sättigung nicht zu sehr entfernt sind, trotz des höheren Siedepunktes des Amylalkohols, die wässerige Lösung thatsächlich durch freie Verdunstung verdünnter, nicht concentrirter wird, wie leicht nachgewiesen werden kann.

Dass die oben gegebene Deutung der Rothfärbung der Blätter von *Lilium Martagon* durch diese Verbindungen die richtige ist, scheint mir mit grosser Wahrscheinlichkeit daraus hervorzugehen, dass, während alle leichtflüchtigen Narcotica, mit denen ich Versuche angestellt habe, die Rothfärbung hervorrufen, die nicht- respective sehr schwerflüchtigen Narcotica wie Acetanilid (das bei Pflanzen, im Uebrigen auch bei Thieren in grösseren Concentrationen thatsächlich ganz wie ein Narcoticum wirkt), die Urethane u. s. w. eine Rothfärbung nicht bewirken.

Ehe wir zu den Versuchen mit anderen Pflanzen übergehen, mögen einige Bemerkungen über die Art des Auftretens der rothen Färbung hier Platz finden, die ich bei *Lilium Martagon* etwas

1) Ausführliche Angaben über diesen Gegenstand werden in einem späteren umfangreichen Werk, mit dessen Redaction ich seit längerer Zeit beschäftigt bin, mitgetheilt werden.

eingehender studirt habe. Die erste mikroskopische Untersuchung, die bei rothgewordenen Blättern dieser Pflanze vorgenommen wurde, geschah zufälligerweise an einem Exemplar, dessen Blätter sich schon seit geraumer Zeit roth gefärbt hatten und wo die Färbung bereits sehr intensiv war. Es fiel mir nun auf, dass in nicht wenigen Zellen der subepidermalen und tieferen Zellschichten der Blattunterseite, neben dem viel schwächer gefärbten centralen Saftraum, ein oder mehrere fast schwarzrothe kuglige Gebilde im Protoplasma vorkamen, von denen schwer zu sagen war, ob es sich um mit einer schwarzrothen Lösung erfüllte Vacuolen, ob um solide Körper von festweicher Beschaffenheit handelte. Diese Beobachtung führte nun zu der Frage, ob nicht vielleicht der Farbstoff überhaupt in allen Zellen zuerst im Protoplasma in Form solcher Gebilde auftrete, um erst später sich in den centralen Saftraum der Zelle zu ergiessen, respective um in den vorher farblosen Zellsaftraum ausgestossen zu werden und hier erst in Lösung zu gehen.

Das eingehendere Studium hat gezeigt, dass die Antwort auf diese Frage verneinend ausfallen muss. Werden nämlich die Blätter an dem ersten Tage, an welchem eine Andeutung von röthlicher Färbung wahrzunehmen ist, oder noch am folgenden Tage, wo die Färbung schon stärker geworden ist, einer mikroskopischen Untersuchung unterworfen, so sucht man umsonst nach den betreffenden Gebilden. Dieselben treten erst auf, nachdem die Rothfärbung schon weit vorgeschritten ist; wie sie entstehen, kann ich nicht angeben, vermuthe aber, dass auf irgend eine Weise der ursprünglich im centralen Zellsaftraum befindliche Farbstoff von den übrigen Zellsaftbestandtheilen partiell getrennt wird, wie etwas Analoges in den mit rothem Zellsaft versehenen Tentakelzellen von *Drosera* nach der Reizung geschieht; doch habe ich den Gegenstand nicht weiter verfolgt. Auch bei den übrigen darauf untersuchten Pflanzen (*Hydrocharis*, Blasen von *Utricularia*) scheint der Farbstoff direct in dem centralen Zellsaftraume zu entstehen, nicht erst in Form von kleinen Vacuolen oder von festen Körpern, die erst nachträglich in den centralen Saftraum gelangen. Damit ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass die innere Plasmahaut bei der chemischen Reaction, welcher der Farbstoff seine Entstehung verdankt, eine active Rolle spielt, z. B. etwa eine „Contactwirkung" ausübt.

Bezüglich des ersten Auftretens und der weiteren Zunahme der Rothfärbung ist ferner besonders bemerkenswerth, dass der rothe

Zellsaft nicht in allen gleichnamigen Zellen (z. B. in allen Palissaden) eines Blatttheils zu gleicher Zeit auftritt, um nach und nach an Intensität der Färbung zuzunehmen, sondern dass derselbe zunächst in einzelnen über grössere Flächen mehr oder weniger gleichmässig vertheilten Zellen auftritt und hier sehr rasch eine bedeutende (allerdings nicht die maximale) Intensität erreicht, während der Zellsaft der umgebenden Palissaden noch völlig farblos ist. Die Rothfärbung des Blattes schreitet dann in der Weise fort, dass einerseits in den Palissaden, welche diese sich zuerst färbenden Zellen umgeben, rother Zellsaft auftritt, so dass zahlreiche zerstreute Gruppen von Palissaden mit rothem Zellsaft gebildet werden, andererseits so, dass zwischen diesen primären Gruppen immer wieder der Zellsaft von einzelnen Palissaden sich röthet. Indem die rothen Inselchen durch Anschluss der benachbarten Palissaden an die Färbung wachsen und indem gleichzeitig Vermehrung der Zahl dieser Inselchen stattfindet, verschmelzen schliesslich die einzelnen Gruppen rothgefärbter Zellen zu grösseren gefärbten Flächen zusammen. Auch bei den anderen darauf näher untersuchten Pflanzen hat man wenigstens in soferne ganz ähnliche Erscheinungen, als auch bei diesen, sobald in einer Zelle der Zellsaft sich zu röthen beginnt, die Röthung zunächst sehr rasch zunimmt, während andere nicht weit entfernte Zellen von derselben Natur zunächst ganz farblos bleiben; im Einzelnen aber finden sich in der Vertheilung der sich zuerst färbenden Zellen beträchtliche Unterschiede. Bei den Blasen von *Utricularia* z. B. färbt sich zunächst gewöhnlich ein Segment der Blasenoberfläche und die Röthung schreitet an der Grenze dieses Segments weiter u. s. f. Es ist als ob die zuerst entstehenden Farbstoffmoleküle eine beschleunigende Wirkung auf den Fortgang der Reaction, durch welche der Farbstoff entsteht, ausüben würden, etwa in analoger Weise, wie in einer wässerigen Lösung eines Esters die zuerst sich bildenden Säuremoleküle oder vielmehr die zuerst sich bildenden Wasserstoffionen eine beschleunigende Wirkung auf die Dissociation des Esters ausüben, oder wie, sobald sich einzelne Krystallkeime aus einer übersättigten Lösung ausgeschieden haben, die weitere Ausscheidung sehr rasch fortschreitet.

Bevor wir von *Lilium Martagon* ganz scheiden, sind noch einige Worte über das Auftreten und die Vertheilung des rothen Pigments bei der Pflanze unter natürlichen Bedingungen nachzutragen, wobei wir von der Blüthenregion absehen wollen. Der

Stengel verhält sich bei verschiedenen Individuen sehr ungleich, bei den einen Pflanzen ist derselbe rein grün gefärbt, bei anderen mehr oder weniger stark roth gefleckt, bei wieder anderen Pflanzen wenigstens in dem obersten Theil fast gleichmässig roth gefärbt; auch die sehr kurzen Blattstiele haben an ihren Insertionsstellen nicht selten oberseits einen röthlichen Anflug. Diese Unterschiede sind nur zum Theil ungleichen äusseren Verhältnissen zuzuschreiben, wie die Vergleichung einer grösseren Anzahl Individuen an einem und demselben Standorte unter gleichen Beleuchtungs-Verhältnissen ergiebt.

Was die Rothfärbung der Blattspreiten unter natürlichen Bedingungen anbelangt, so habe ich gelegentlich, aber recht selten, an sehr sonnigen Standorten Blätter gesehen, die gegen ihre Basis hin, namentlich längs der Rippen etwas röthlich angelaufen waren. Eine Rothfärbung der Blätter, die nur annähernd so ausgedehnt und so intensiv wie in unseren Versuchen sich zeigte, wurde indessen überhaupt bei Pflanzen unter den im Freien vorkommenden Bedingungen nie beobachtet. Beim natürlichen Absterben der Blätter im Spätsommer färben sich die Blätter nicht roth sondern gelblich. Im Laboratorium habe ich bei in reines Wasser gesetzten Pflanzen, selbst bei der stärksten Insolation (Stellen der Pflanzen je nach Stand der Sonne vor einem SSO-, WSW- und NNW-Fenster) niemals nur eine Andeutung von Rothfärbung der Blätter erzielen können.

Nach den wenigen Versuchen, die mit *Lilium bulbiferum* und *Lilium candidum* angestellt wurden, zu beurtheilen, dürfte sich das Erstere fast ebenso gut zu den Versuchen mit Zuckerlösungen eignen wie *Lilium Martagon*. *Lilium candidum* schien mir etwas weniger günstig, doch waren die vereinzelten Versuche mit demselben etwas zu spät im Sommer angestellt, um ein sicheres Urtheil abzugeben. Die Blätter beider Pflanzen findet man auch im Freien nicht selten röthlich angelaufen, viel häufiger und intensiver als dies bei *Lilium Martagon* der Fall ist. Ueber den Winter sind die Blätter von *Lilium candidum* gewöhnlich röthlich gefärbt. *Fritillaria imperialis*, die in Zuckerlösungen gesetzt wird, zeigt keine Spur von Rothfärbung, sondern die Blätter werden ganz wie bei Pflanzen, die in reines Wasser gebracht werden, allmählich gelb.

Ilex Aquifolium: Nächst *Lilium Martagon* ist vielleicht die Stechpalme die günstigste der von mir untersuchten Landpflanzen, um Versuche über die Rothfärbung der Blätter anzustellen, ja in

einzelnen Beziehungen ist dieselbe noch günstiger als *Lilium*, indem nämlich die Blätter von abgeschnittenen Stengeln bedeutend länger am Leben bleiben und die Färbung in Zuckerlösungen (bei genügend rascher Transpiration) noch schneller eintritt.

Ehe wir zu der Mittheilung der Versuche mit *Ilex* übergehen, sind einige Angaben über die natürliche Rothfärbung der Blätter dieser Pflanze am Platze.

Die jungen noch nicht ausgewachsenen Blätter von *Ilex* sind ziemlich stark röthlich gefärbt. Diese röthliche Farbe ist bisweilen vorwiegend durch rothen Zellsaft in den Palissadenschichten, bisweilen durch solchen in den Schwammparenchymzellen bedingt. Wahrscheinlich hängt dies ab von der Stellung des jungen Blattes zum Licht, doch wurde dieses nicht näher untersucht. Nachdem die Blätter ausgewachsen sind, verschwindet über den Sommer die rothe Färbung gänzlich, selbst unter dem Mikroskop lässt sich bei gesunden Blättern keine einzige Zelle mit rothem Zellsaft auffinden. Im Laufe des Herbstes dagegen pflegt namentlich an sonnigen Abhängen ein grosser Theil der Blätter sich mehr oder weniger stark zu röthen. Diese Rothfärbung hält sich dann über den ganzen Winter, verschwindet aber wieder im Frühling nach einigen Tagen warmen Wetters. Diese winterliche Rothfärbung rührt fast ausschliesslich von rothem Zellsaft in den Palissaden her; obere und untere Blattepidermis sind stets farblos.

Zu den Experimenten mit *Ilex* übergehend, soll zunächst das Protocoll eines Versuchs ziemlich ausführlich mitgetheilt werden.

Versuch: Um $8,^{50}$ p. m. des 14. Juli ein Zweig von *Ilex Aquifolium* (41 g) in 3 % Invertzucker gebracht. — Bis $8,^{30}$ a. m. des 15. nur 1—$1^1/_2$ g Flüssigkeit transpirirt. Während des warmen, sonnigen Tages wurde die Versuchspflanze (neben einer Controlpflanze in Wasser) Vormittags an ein SSO-, Nachmittags an ein WSW-Fenster gestellt, um möglichst stark insolirt zu werden. Bis $9,^{35}$ p. m. des 15. im Ganzen 20 g transpirirt. — Verlust während der Nacht wieder nur $1^1/_2$—2 g; am 16. Juli, der warm und sonnig war, die Pflanzen wieder an der Sonne gelassen, jedoch weniger lang direct insolirt als gestern. Bis $9,^{40}$ p. m. des 16. im Ganzen 36 g ($^7/_8$ des Gewichts der Versuchspflanze) transpirirt. Viele Blätter schon stellenweise dunkelroth gefärbt, aber völlig gesund aussehend. — Bis $6,^{45}$ p. m. des 17. (Tag warm und sonnig, Pflanze an einem WSW-Fenster aufgestellt) im Ganzen 52 g transpirirt; die meisten Blätter über den grössten Theil ihrer Fläche pracht

voll dunkelroth gefärbt und völlig gesund aussehend. — Von dieser Zeit an wurde die Pflanze in nur mässig starkem Licht gehalten. Nach weiteren 8 Tagen waren die Blätter noch gesund, später fingen sie an, ohne vorher abzusterben, sich vom Stengel abzulösen. — Die mikroskopische Untersuchung ergab, dass alle drei Palissadenschichten rothen Zellsaft enthielten, ebenso vereinzelte Schwammparenchymzellen. Obere und untere Epidermiszellen blieben farblos. Die Controlpflanze zeigte keine Andeutung von Rothfärbung.

Eine grössere Anzahl weiterer Versuche mit *Ilex* haben gezeigt, dass in 2- oder 3proc. Lösungen von Invertzucker, reinem Traubenzucker oder Fructose (Laevulose) starke Rothfärbung stets nach wenigen Tagen eintritt, wenn man für eine genügend starke Transpiration sorgt. Nach längerer Zeit findet die Rothfärbung auch in 1proc. Lösungen statt, wird aber weniger stark. Versuche in Rohrzuckerlösungen wurden nicht angestellt. In 3proc. Mannitlösungen fand keine Röthung statt, die Blätter wurden bald braunschwärzlich (was mit dem Auftreten von rothem Zellsaft nichts zu thun hatte) und starben ab. Bei Zweigen von *Ilex*, welche in reines Wasser gesetzt werden, ist es nicht möglich, bei noch so starker Insolation Rothfärbung zu bewirken.

Da abgeschnittene *Ilex*-Zweige, deren Schnittflächen man öfters erneuert, in Wasser oder schwächere Zuckerlösungen gebracht, sich sehr lange am Leben erhalten, schien es mir der Untersuchung werth, ob eine durch Zuckerlösung bewirkte Rothfärbung wieder rückgängig gemacht werden kann, ähnlich wie dies bei der winterlichen Rothfärbung im Frühling geschieht.

Zu dem Zwecke wurde ein Zweig von *Ilex* in 1 % Invertzucker gebracht und nachdem die Rothfärbung in den meisten Blättern schon gut ausgeprägt war, wurde der Zweig aus der Zuckerlösung entfernt und in eine Nährsalzlösung (1 Th. Nährsalz auf 2000 Th. Wasser) gebracht und an einen mässig stark beleuchteten Ort gestellt. Erst nach circa 2 Wochen wurde die Färbung deutlich schwächer; ehe die Färbung völlig verschwinden konnte, fingen jedoch die Blätter an, sich abzulösen. Bei Beurtheilung dieses Versuchs muss man nicht vergessen, dass während des ersten Theils des Versuchs alle Zellmembranen sich mit einer Zuckerlösung imbibirt haben mussten und dass längere Zeit dazu nöthig sein dürfte, bis die Membrane wieder zuckerfrei geworden sein werden.

Bei dem Wiederholen des Versuchs würde es jedenfalls besser sein, eine Topfpflanze zu verwenden und die Zuckerlösung entweder von der proximalen Schnittfläche eines abgeschnittenen Zweiges aus zu injiciren, oder die Zuckerlösung von einer solchen Schnittfläche einsaugen zu lassen, indem die Topferde trocken gehalten und die Transpiration der Pflanze gleichzeitig zu vermehren wäre. Leider standen mir keine Topfpflanzen von *Ilex* zur Verfügung.

Hedera Helix: Wie die Blätter von *Ilex* färben sich die Blätter des Epheus über den Winter mehr oder weniger röthlich, um bei zurückkehrender Wärme im Frühling wieder rein grün zu werden. Die Intensität der winterlichen Färbung der Blätter ist in hohem Grade von der Stärke der Beleuchtung u. s. f. abhängig. Die jungen, noch nicht ausgewachsenen Blätter pflegen sich ferner über den Winter stärker röthlich zu färben als die älteren Blätter. Während der günstigeren Jahreszeit verhalten sich die jungen noch in Wachsthum begriffenen Blätter verschieden; diejenigen der Kurztriebe sind meist nicht röthlich gefärbt, diejenigen der Langtriebe bisweilen röthlich gefärbt, bisweilen nicht.

Bringt man Blätter in 2—3proc. Invertzuckerlösungen, so dass nur die unteren Theile der Stiele in die Lösung tauchen und sorgt man für eine einigermassen ergiebige Transpiration, so färben sich die Blattspreiten stets nach einigen Tagen stellenweise röthlich; doch wird die Färbung selten intensiv und vertheilt sich nicht gleichmässig über die ganze Spreite. Die Blätter bleiben übrigens sehr lange gesund. Meine ersten Versuche wurden im Juni angestellt, die Versuche wurden dann im Juli und August wiederholt, stets mit positivem Erfolge. Zu den Versuchen dienten diesjährige Blätter aus Kurztrieben. Directes Sonnenlicht ist zum Eintritt der Färbung nicht nothwendig; im Uebrigen färben sich während des Sommers Blätter, welche in reines Wasser gesetzt werden, selbst bei der stärksten Insolation nicht röthlich.

Mahonia Aquifolium: Wie die Blätter der Stechpalme und des Epheus färben sich auch die Blätter von *Mahonia* im Winter röthlich, um bei Wiederkehr von wärmerem Wetter allmählich wieder zu ergrünen, doch ist die Intensität der Rothfärbung selbst an einem und demselben Standorte bei verschiedenen Individuen sehr ungleich. Ein einziger Versuch mit einem Zweig von *Mahonia* in 2% Invertzucker fiel durchaus negativ aus, was eine künstliche Rothfärbung anbelangt.

Ligustrum vulgare: Die Blätter des Hartriegels färben sich meist schwarzroth im Herbste und sterben erst im Frühling ab. Die Blätter von Zweigen, die Anfangs Juli in 2 % Invertzucker gebracht wurden, zeigten nach 8 Tagen zahlreiche Palissaden mit tiefrothem Zellsaft; da diese gefärbten Palissaden in grösserer Anzahl beieinander zerstreute Gruppen bildeten, sahen die Blätter fleckig aus, waren aber noch gesund. Diese Flecken nahmen an Zahl und Grösse zu bis zum Ablösen der Blätter vom Stengel.

Ampelopsis hederacea: Versuche mit Zweigen der Wildrebe in 2 % Invertzucker, die Anfangs Juni angestellt wurden, haben nur einen geringen Erfolg gehabt. Zwar fingen die ausgewachsenen Blätter schon nach 4 Tagen an, röthlich zu werden; bevor die Färbung aber eine grössere Intensität erreichte, lösten sich die ausgewachsenen Blätter (in frischem Zustande) vom Stengel ab. Die ganz jungen Blätter, die sich lange Zeit hielten, wurden kaum röther als vor Beginn des Versuchs, ihre Transpiration war aber auch eine sehr geringe.

Weitere Versuche mit *Ampelopsis* wurden leider erst gegen Ende September angestellt, zu einer Zeit, wo die Blätter von vielen Zweigen bereits stark roth geworden waren. In diesen Versuchen, zu welchen natürlich nur Zweige verwendet wurden, deren Blätter noch ganz grün waren, zeigten die Blätter von Zweigen, die in 3 % Invertzucker gesetzt wurden, bedeutend stärkere Rothfärbung als die nebenstehenden Zweige in reinem Wasser. Indessen wurde die Rothfärbung der Blätter bei diesen in Zuckerlösungen gehaltenen Zweigen nicht so intensiv wie diejenige von Blättern im Herbste unter natürlichen Bedingungen häufig wird.

Saxifragaceen, Crassulaceen: Die Blätter vieler *Saxifraga*-Arten, *Sedum*-Arten u. s. w. färben sich im Herbste röthlich, um ganz ähnlich wie bei *Ilex* und *Hedera* mit zunehmender Wärme im Frühling wieder eine rein grüne Farbe anzunehmen. Versuche mit *Saxifraga crassifolia* und mit einer nicht näher bestimmten *Crassula*-Art in 3—5proc. Invertzuckerlösungen hatten einen sehr guten Erfolg. Wegen der sehr langsamen Transpiration bei den Succulenten ist es zweckmässig, ziemlich starke Lösungen anzuwenden.

Bei einer Anzahl Versuchen mit *Saxifraga crassifolia* in 3 % Invertzucker, die Mitte August ausgeführt wurden, färbten sich die Blätter schon nach wenigen Tagen und zwar am Rande recht intensiv roth, während der mittlere Theil der Spreite nur leicht

röthlich überlaufen wurde. Die Blätter blieben sehr lange vollkommen frisch und gesund. Blätter in reinem Wasser färbten sich selbst bei stärkster Insolation gar nicht.

Aquilegia vulgaris: Schon Anfangs bis Mitte Juli färben sich die meisten älteren Blätter der gemeinen Akelei und ebenso der verschiedenen Garten-Varietäten derselben schön purpurroth. Diese Rothfärbung tritt ebensowohl bei Pflanzen, die an ziemlich schattigen Stellen, wie bei denjenigen, die an sonnigem Standorte gewachsen sind, auf; bei den ersteren ist die Färbung allerdings etwas weniger intensiv. Die Färbung beruht hauptsächlich auf dem Erscheinen von rothem Zellsaft in den Palissaden, es sind aber ausserdem ziemlich viele subepidermale Zellen der Blattunterseite, sowie eine Anzahl Zellen der tieferen Blattschichten mitgefärbt; obere und untere Blattepidermis bleiben farblos. Die Chlorophyllkörner der gefärbten Zellen enthielten nur sehr wenig Stärke.

Versuch: Um 4,^{30} p. m. des 9. Juli junge Blätter von *Aquilegia* mit ihren Stielen in 2 % Invertzucker gebracht und an ein SSO-Fenster gestellt neben anderen jungen Blättern in reinem Wasser. Schon am 13. waren die Blätter in der Zuckerlösung deutlich geröthet; am 14. war die Rothfärbung bei denselben recht stark, während die Blätter im Wasser nicht die geringste Andeutung einer Röthung zeigten. Sowohl die Blätter in der Zuckerlösung, wie diejenigen in reinem Wasser blieben noch lange Zeit am Leben. Erst nach circa 2 Wochen färbten sich die in reines Wasser gestellten Blätter etwas wenig röthlich und die Färbung blieb stets sehr schwach.

Taraxacum officinale und andere Compositen: Die älteren Blätter vom Löwenzahn werden bekanntlich an sonnigen Standorten häufig genug mehr oder weniger röthlich gefärbt. Stellt man Blätter von *Taraxacum* in der Weise in 2proc. Lösungen Invertzucker, dass nur die Blattbasen in die Lösung eingetaucht sind, so färben sich die Blätter in 2 bis mehreren Tagen in ihrer ganzen Ausdehnung prachtvoll roth (Palissaden, sehr viele subepidermale Zellen der Blattunterseite und einige mehr nach innen liegende Mesophyllzellen mit rothem Zellsaft erfüllt, Epidermiszellen farblos), bleiben aber längere Zeit hindurch turgescent und gesund. Blätter vom Löwenzahn, welche in reines Wasser gebracht werden, färben sich aber ebenfalls häufig stark roth, freilich meist erst nach viel längerer Zeit. — Bei den Compositen ist überhaupt eine Tendenz zur Rothfärbung der Blätter sehr verbreitet; da die Blätter aber von vielen

Arten auch bei längerem Halten der Pflanzen in reinem Wasser bei guter Beleuchtung sich nicht selten mehr oder weniger röthlich färben, sind dieselben zu Versuchszwecken weniger geeignet. Der Umstand, dass diese Fähigkeit der Blätter, auch in reinem Wasser sich zu röthen, grosse individuelle Unterschiede aufweist, ist ebenfalls ungünstig; freilich pflegt die Rothfärbung in Zuckerlösungen viel schneller und meist intensiver einzutreten. Als relativ günstig für Versuche in Zuckerlösungen haben sich z. B. *Eupatorium Cannabinum* und in geringerem Grade *Prenanthes purpurea* erwiesen, deren Blätter bei Pflanzen, die in reines Wasser gestellt werden, wenn überhaupt, jedenfalls sehr selten und nur in geringem Grade roth werden, während in Zuckerlösungen namentlich die Blätter von *Eupatorium* sich ziemlich stark färben. Im Uebrigen findet man im Freien die unteren Blätter von *Prenanthes* und von *Eupatorium* sehr häufig röthlich gefärbt. Am Zürichberg habe ich einige Exemplare von *Prenanthes* gefunden, deren sämmtliche Blätter (im Hochsommer) obgleich sonst völlig gesund, prachtvoll purpurroth gefärbt waren. Bei diesen Pflanzen waren obere und untere Epidermiszellen, alle Palissaden und die Mehrzahl der übrigen Mesophyllzellen mit rothem Zellsaft erfüllt. Die Verhältnisse waren also ähnlich wie etwa bei den purpurblätterigen Varietäten von *Coleus Verschaffeltii* etc. Es handelte sich zweifellos um spontane Varietäten, denn die in nächster Nähe unter gleichen Beleuchtungsverhältnissen befindlichen Pflanzen besassen normal gefärbte Blätter. Im Uebrigen unterschieden sich diese rothblätterigen Exemplare, die gut gewachsen waren, nur dadurch von den normalen, dass ihre Chlorophyllkörner nur sehr wenig Stärke enthielten. Ob viel Zucker in den Blättern vorkam, wurde leider nicht untersucht.

Epilobium-Arten: Werden abgeschnittene Stengel von *Epilobium parviflorum* in 2proc. Invertzuckerlösungen gesetzt, so färben sich die Blätter, sofern ein Welken ausbleibt, nach einigen Tagen, namentlich auf beiden Seiten der Mittelrippe, recht intensiv roth; von hier aus breitet sich die rothe Farbe allmählich gegen den Blattrand aus, meist aber ohne diesen zu erreichen. — Abgeschnittene Stengel von *Epilobium spicatum (angustifolium)*, in Wasser oder Zuckerlösungen gestellt, welken meistens schon innerhalb 24 Stunden und sind daher zu Versuchen untauglich.

Negativ fielen Versuche in 2—3proc. Lösungen von Invertzucker z. B. bei *Anthriscus silvestris* aus, dessen ältere Blätter

häufig schon in der ersten Hälfte des Juli sich schön purpurroth färben, ferner bei Arten von *Rubus*, deren Blätter im Herbst und Winter roth sind, und bei verschiedenen anderen Pflanzen, die eine herbstliche Rothfärbung zeigen.

Die hier beschriebenen Versuche zeigen zur Genüge, dass bei einer grösseren Anzahl von Pflanzenarten, welche zu den verschiedensten Familien der Monokotyledonen und Dikotyledonen gehören, das Auftreten von rothem Zellsaft in einer engen Beziehung zum Zuckerreichthum des Zellsafts steht. Ebenso sicher geht aus denselben hervor, dass die Temperatur, unabhängig von der Jahreszeit und dem besonderen Entwickelungsstadium der Pflanze, von grossem Einfluss auf das Rothwerden ist und zwar in der Weise, dass niedrigere Temperaturen das Eintreten der Rothfärbung begünstigen. Dies gilt keineswegs bloss für Temperaturen um Null, sondern auch für mittlere Temperaturen. Es lässt sich also der allgemeine Satz aussprechen, dass bei sonst gleichen äusseren Bedingungen eine Rothfärbung um so seltener und um so weniger intensiv eintritt, je höher die Temperatur ist; wenigstens gilt dies bis zu Temperaturen gegen 30° C.

Diese Beziehung zwischen Temperatur und Rothfärbung der Pflanzen erklärt die Thatsache, dass auch während des Sommers in den Alpen die Blätter viel häufiger eine röthliche Färbung annehmen als bei uns in der Ebene; denn die Nachttemperaturen in den Alpen sind immer relativ niedrig; freilich wird bei dieser Rothfärbung die höhere Lichtintensität ebenfalls mehr oder weniger betheiligt sein.

Wenigstens bei einem Theil jener Pflanzen, deren Blätter über den Winter am Leben bleiben und während dieser Jahreszeit eine rothe Farbe annehmen, scheint die Annahme gerechtfertigt, dass die Rothfärbung keine weitere Aenderung in dem physiologischen Zustande der betreffenden Blätter verlangt, als eine durch die niedrige Temperatur verursachte Vermehrung des Zuckergehalts der Blätter auf Kosten ihrer Stärke.

Bei der Rothfärbung von alternden Blättern im Sommer (z. B. von *Aquilegia*) und in vielen Fällen bei der herbstlichen Roth-

färbung vor dem Laubfall scheint die abnehmende Fähigkeit der Chlorophyllkörner des alternden Blattes, aus Zucker Stärke zu bilden, eine wichtige Rolle zu spielen; es ist aber hier keineswegs ausgeschlossen, dass andere Veränderungen in der physiologischen Constitution des Blattes betheiligt sind, die möglicherweise ausser Zucker zur Entstehung von anderen Verbindungen führen, welche für die Bildung des rothen Pigments von Bedeutung sind. — In den meisten Fällen der herbstlichen Rothfärbung übt aber die Temperatur auf die Intensität der Färbung einen bedeutenden Einfluss aus.

Bei einer grösseren Anzahl von Pflanzen konnte in unseren Versuchen durch Zufuhr von Zucker keine Rothfärbung erzielt werden, auch bei solchen nicht, die unter gewissen Umständen im Freien rothen Zellsaft zu bilden vermögen; ja mit Ausnahme **der untergetauchten Wasserpflanzen scheinen solche Versuche fast durchweg bei denjenigen Pflanzen negativ auszufallen, deren natürliche Rothfärbung (etwa im Herbste) der Gegenwart von rothem Zellsaft in den Epidermiszellen zu verdanken ist.** Bei solchen Pflanzen dagegen, deren Rothfärbung unter natürlichen Verhältnissen auf dem Auftreten von rothem Zellsaft in den Mesophyllzellen beruht, gelingt die künstliche Rothfärbung durch Zufuhr gewisser Zuckerarten (Traubenzucker, Fructose, seltener auch von Rohrzucker) in einem ziemlich hohen Procentsatz der Fälle.

Bei der Beurtheilung der negativen Resultate darf nicht aus dem Auge gelassen werden: Erstens, dass viele lebenden Zellen unfähig zu sein scheinen, Zucker von aussen aufzunehmen und dass auch in den Fällen, wo eine Aufnahme stattfindet, es noch unentschieden bleibt, ob dies durch einen rein osmotischen Vorgang geschieht, oder ob die Zellen bei der Aufnahme eine active Rolle spielen müssen; zweitens, dass in einem gewöhnlichen chemischen Gleichgewicht zwischen einer in Lösung befindlichen Verbindung und einem in festem Zustande ausgeschiedenen Körper die Concentration der gelösten Verbindung nach eingetretenem Gleichgewichte von der Menge des ausgeschiedenen Körpers unabhängig ist. Auf den uns interessirenden Fall übertragen, heisst dies, dass bei künstlicher Zufuhr von Zucker zu einer Zelle nach eingetretenem Gleichgewichtszustande zwischen Zucker und Stärkegehalt der Zelle keine Aenderung in der ursprünglichen Zuckerconcentration der Zelle vorhanden sein wird, sofern Gleichgewicht vor der Zufuhr des

:ers in die Zelle herrschte und Stärke wirklich vorhanden war. ich muss die Möglichkeit zugegeben werden, dass die grössere ımmlung von Stärke in den Chromatophoren einen mechanischen auf die Chromatophoren ausüben dürfte, welche irgend einen or in den Gleichgewichtsbedingungen zwischen Zuckerconcenon und Stärkebildung beeinflussen könnte; auch muss sehr wohl cksichtigt werden, dass das Gleichgewicht zwischen Zucker und ke kein einfaches ist, sondern von sehr vielen Factoren ab;en muss, so dass man aus den allgemeinen Gleichgewichtstzen nur den Sinn, in welchem die Aenderung des Gleichchts sich bewegen wird bei stattfindender Aenderung eines der .oren voraussehen kann und auch dieses nur dann, wenn anımmen werden kann, dass die anderen Factoren im Wesent-:n unverändert geblieben sind.

In allen Fällen aber wird die thatsächliche Zunahme in der kerconcentration einer Zelle bei künstlicher Zuckerzufuhr sowohl der Geschwindigkeit der Zuckeraufnahme seitens der Zelle ichgültig ob diese eine active oder passive ist) wie von der nelligkeit der Condensation des Zuckers zu Stärke abhängig ı. Ist letzterer Vorgang fast ebenso schnell wie der erstere, so d nur eine unbedeutende Zunahme der Zuckerconcentration erhalb der Zelle stattfinden.

Aus diesen Betrachtungen geht hervor, dass, wo Röthung des llsafts trotz der Zuckerzufuhr zu der betreffenden Pflanze aus:ibt, nicht ohne Weiteres geschlossen werden kann, dass es den llen ausser Zucker noch an anderen Verbindungen fehlt, damit ›thfärbung eintritt, wenn dies auch häufig genug der Fall sein dürfte.

Im Uebrigen muss besonders betont werden, dass unter gleichen sseren Bedingungen die Concentration des Zuckers in der Zelle, i welcher weder Neubildung noch Auflösung von Stärke statt-ıdet, nicht nur bei verschiedenen Pflanzenarten eine sehr ungleiche t, sondern auch für die verschiedenen Gewebezellen einer und rselben Pflanze und dass dieselbe wiederum mit dem Entwickengsstadium der Zelle sich ändern kann[1]). Diese Thatsachen klären zum Theil, warum in gewissen Zellen das rothe Pigment el leichter gebildet wird als in andern Zellen desselben Blattes; och kommen hier sicherlich in den meisten Fällen noch andere 'actoren ins Spiel.

1) Vergl. namentlich Schimper, Ueber Bildung und Wanderung der Kohleydrate in den Laubblättern; Bot. Ztg. 1885, Spaltzeile 737 u. f.

Ob bei den rothblätterigen Varietäten verschiedener Pflanzenarten die Blattzellen mehr Zucker enthalten als diejenigen der grünen Stammformen der betreffenden Pflanzen, ist mir zur Zeit unbekannt und wäre der Untersuchung sehr werth; dass bei einer im Freien spontan entstandenen Varietät von *Prenanthes purpurea*, in welcher die Mehrzahl der Blattzellen mit rothem Zellsaft erfüllt waren, auffallend wenig Stärke in den Chlorophyllkörnern vorhanden war, ist schon oben erwähnt worden.

Es scheint mir von grossem Interesse, dass auch bei der Reifung der roth oder violett gefärbten Früchte die Rothfärbung mit der Umwandlung der Stärke in Zucker Hand in Hand zu gehen scheint und es ist sehr bemerkenswerth, dass bei vielen Pflanzenarten die Blätter der Varietäten mit rothen oder violetten Früchten im Herbste roth werden, während die Blätter der Varietäten mit grünen oder gelben Früchten im Herbste nicht roth, sondern gelb werden. Ich erinnere z. B. an die Weinrebe, an die Stachelbeere und an einige Pflaumen-Arten.

Auch die intensive Färbung der meisten extrafloralen Nectarien und der ebenfalls zuckerreichen Narben der Holzgewächse etc. gewinnt ein erhöhtes Interesse durch ihre Beziehungen zu unseren Versuchsergebnissen.

Sobald es gelungen war, bei einer Anzahl Pflanzen durch Zufuhr bestimmter chemischer Verbindungen ein Rothwerden der Blätter zu bewirken, lag die Frage sehr nahe, ob es nicht ebenfalls möglich sein würde, sonst weissblühende Pflanzen künstlich in rothblühende zu verwandeln, namentlich bei solchen Pflanzenarten, die sowohl weiss- wie rothblühende Varietäten umfassen. Diese Frage lag um so näher, als es in vielen Fällen kaum zweifelhaft sein kann, dass der rothe Farbstoff in den Blättern identisch ist mit dem rothen Farbstoff der Blüthenblätter derselben Pflanzenart. So ist z B. der rothe Farbstoff in den alternden Blättern von *Aquilegia vulgaris*, dessen Entstehung wir ja auch in den jungen Blättern künstlich hervorrufen konnten, sicher identisch mit dem Farbstoff der rothblühenden Stammformen der Art. Ebenso ist der von uns künstlich hervorgerufene Farbstoff in den Blättern von *Lilium Martagon* zweifellos identisch mit dem rothen Farbstoff der Perigonblätter dieser Pflanze.

Ich habe denn auch in der That einige wenige Versuche über diesen Gegenstand ausgeführt, allerdings bis dahin mit negativem Erfolge. So wurden die Inflorescenzstiele von weissblühenden

Pelargonium zonale in 3proc. Invertzucker gebracht, aber obgleich die Knospen dieser Versuchspflanzen lange Zeit am Leben blieben und viele sich normal öffneten, so zeigten die Kronblätter nicht die geringste Andeutung von Rothfärbung, wohl aber waren die Inflorescenzstiele, so weit dieselben in die Zuckerlösung tauchten, röthlich angelaufen. Ebenso negativ wie bei *Pelargonium* fielen die Versuche mit *Anemone japonica* aus, bei der bekanntlich auch eine rothblühende Varietät vorkommt. Für das Gelingen derartiger Versuche liegt ein grosses Hinderniss darin, dass die Blüthentheile der meisten Pflanzen selbst bei geöffneten Blumen nur eine geringe Transpiration besitzen und dass die Verhältnisse bei den jüngeren Blüthenknospen, auf welche es vor allen Dingen ankommen würde, in dieser Hinsicht noch viel ungünstiger liegen. Es ist auch sehr zu bezweifeln, ob man mit künstlichen Injectionen viel besseren Erfolg haben würde. Obgleich bei einer grossen Anzahl von Pflanzenarten solche ungünstige Momente einen Erfolg stark hinausschieben dürften, so scheint mir doch die Hoffnung keineswegs zu kühn, dass es in einer nicht fernen Zukunft bei besonders günstigen Pflanzen gelingen wird, durch künstliche Zufuhr bestimmter chemischer Verbindungen sonst weisse Blumenblätter zur Bildung von gefärbtem Zellsaft zu veranlassen.

Im Uebrigen ist es sehr wahrscheinlich, dass in den meisten Fällen[1]) bei den weissblühenden Varietäten es nicht an Zucker fehlt, sondern an irgend einer anderen Verbindung, die bei der Bildung des rothen Pigments betheiligt ist. Die meisten Blumenblätter, weisse wie bunte sind, nach den mikrochemischen Reactionen zu beurtheilen, recht reich an Zuckerarten. Durch sorgfältige vergleichend-mikrochemische Untersuchungen der Blumenblätter von weissen und bunten Varietäten einer Anzahl Pflanzenarten in ver-

---

1) Es scheint mir aber durchaus nicht unwahrscheinlich, dass die höhere Intensität der Farben der Alpenblumen auf eine durch die niedrigeren Nachttemperaturen bedingte Zunahme der Zuckerconcentrationen (auf Kosten der Stärke) in den Zellen der Blumenblätter bedingt wird. — Bekanntlich giebt es auch eine Anzahl Pflanzenarten, welche in der Ebene weiss blühen, dagegen in den Alpen mehr oder weniger röthliche Blüthen besitzen (*Achillea millefolium, Pimpinella magna, Gypsophylla repens, Cardamine amara* u. a. m.). Allbekannt ist ferner die viel intensivere Rothfärbung der Strahlenblüthen-Spitzen von *Bellis perennis* im Frühjahr, wo die Nächte noch kühl sind, als später im Jahre, wo auch die Nachttemperaturen in der Ebene relativ hohe sind. Die Frage, ob nicht auch in diesen Fällen eine Zunahme des Zuckers die Hauptrolle spielt, dürfte keineswegs unberechtigt erscheinen.

schiedenen Entwicklungsstadien, dürfte es wohl gelingen, Anhaltspunkte für weitere Experimente in dieser Richtung aufzudecken.

Ich habe bis dahin die Frage betreffend der chemischen Natur des rothen Farbstoffs resp. der rothen Farbstoffe des Zellsafts kaum berührt; wenn ich im Folgenden es wage, einige Vermuthungen hierüber auszusprechen, so sollen dieselben durchaus nur als Fragestellungen betrachtet werden. Dass eine richtige Fragestellung für die weitere Erforschung eines Gegenstands von grossem Werth sein kann, ist allbekannt.

Aus unseren Versuchen geht unmittelbar nur soviel hervor, dass bei zahlreichen Pflanzenarten, die zu sehr verschiedenen Familien gehören, eine reichliche Versorgung der Zellen mit Zucker ihre Tendenz, rothen Zellsaft zu bilden, sehr erhöht: wir werden uns auch kaum irren, wenn wir annehmen, dass der zugeführte Zucker direct oder indirect einen Theil des Rohmaterials liefert aus welchem das Pigment aufgebaut wird. Nun wissen wir freilich, dass in letzter Instanz Traubenzucker an der Bildung fast aller der mannigfaltigen, organischen Verbindungen in der Pflanze betheiligt ist; immerhin liegt die Annahme sehr nahe, dass bei der Betheiligung des Zuckers an dem Aufbau des Farbstoffes keine sehr weitgehende Veränderungen an dem Zuckermolekel vor sich gehen und die Frage drängt sich fast von selbst auf, ob das rothe Pigment nicht ein Glukosid oder eine den Glukosiden sehr nahestehende Verbindung sei.

Das Verhalten des Farbstoffs gegenüber verschiedenen Lösungsmitteln und ebenso seine diosmotischen Eigenschaften würden mit einer solchen Annahme in gutem Einklang stehen und die Zahl der organischen Verbindungen, welche in diesen beiden Hinsichten den Anforderungen genügen würden, ist eine ziemlich beschränkte.

Wir haben ferner wiederholt Gelegenheit gehabt, darauf hinzuweisen, dass die Zellen, in welchen der Farbstoff bei künstlicher Zufuhr von Zucker gebildet wird, von vornherein Gerbstoffe in ihrem Zellsaft enthalten und dass durch die Einwirkung von Coffein und Antipyrin der Farbstoff in charakteristischen Gebilden niedergeschlagen wird, die nur durch die Färbung sich von den ganz ähnlichen Gebilden unterscheiden, welche in gerbstoffhaltigen Zellen durch dieselben Reagentien zu Tage treten. Wir können hinzufügen, dass in zahlreichen Blüthen, Stengeln und Blättern, in welchen rother Zellsaft unter natürlichen Bedingungen vorkommt,

es uns ebenfalls gelungen ist, den Farbstoff durch Coffeïn und Antipyrin in eben solchen Formen intra vitam niederzuschlagen.

Dieses Verhalten des Farbstoffs würde dafür sprechen, dass derselbe als eine Gerbstoffverbindung aufzufassen sei; indessen ist dieser Schluss kein gerade zwingender, indem es möglich wäre, dass unabhängig von dem Farbstoff ein Gerbstoff im Zellsaft enthalten wäre und den Niederschlag mit Coffeïn oder Antipyrin bedinge und dass der Farbstoff dann von diesem Niederschlag nur aufgespeichert werde. Der Gang der Wiederauflösung des Farbstoffs beim Uebertragen des Objects in reines Wasser spricht indessen nicht für letztere Ansicht, indem das Wiederauflösen des Farbstoffs mit dem Wiederauflösen des ganzen Niederschlags gleichen Schritt hält. Es ist aber in vielen Fällen völlig sicher, dass neben dem Farbstoff ein nicht gefärbter Gerbstoff im Zellsaft derselben Zelle vorhanden ist. Dies geht unzweifelhaft daraus hervor, dass durch Coffeïn, Antipyrin und andere Gerbstoffreagentien ein ebenso starker oder fast ebenso starker Niederschlag in einer ganz blass gefärbten Zelle erzeugt wird wie in einer intensiv gefärbten.

Die Vermuthung, dass Gerbstoff in irgend einer Beziehung zu der Bildung des rothen und blauen Pigments der Blüthen und Blätter steht, ist übrigens eine ziemlich alte. Sie wurde zuerst von Wigand im Jahre 1862 ausgesprochen und diese Vermuthung ist wohl seither von den meisten Botanikern getheilt worden. Die Vermuthung wurde darauf begründet, dass wenigstens in den meisten Fällen vor dem Erscheinen des Farbstoffs in einer Zelle Gerbstoff im Zellsaft derselben nachgewiesen werden kann und dass nicht selten nur solche Zellen eines Gewebes, welche unter günstigen Bedingungen Farbstoff zu bilden vermögen, sich als gerbstoffhaltig erweisen. Bei Anwendung solcher Gerbstoffreagentien, welche die Zellen abtödten und mit Gerbstoff farbige Niederschläge erzeugen, lässt sich natürlich das Verhalten des Farbstoffs gegenüber dem Reagenz nicht genügend beurtheilen. In dieser Beziehung ist die Fällung intra vitam mit Coffeïn und Antipyrin weit vorzuziehen, eine Methode, die speciell zur Untersuchung des Farbstoffs in der vorliegenden Arbeit wohl zum ersten Mal in Anwendung gekommen ist.

Da die gerbstoffreichen Blätter der Coniferen, trotzdem dieselben im Winter viel Zucker enthalten, niemals rothen Zellsaft zu bilden scheinen, kann ein Reichthum des Zellsafts an Zucker und an einer Gerbsäure an sich noch nicht genügen, um die Bildung

des rothen Pigments zu veranlassen: sei es, dass nur gewisse Gerbsäuren mit Zucker unter den allgemeinen Bedingungen, die in dem Zellsafte der lebenden Pflanze herrschen, einen Farbstoff zu bilden vermögen, sei es, dass noch andere Factoren hinzukommen müssen, welche sich nur im Zellsafte bestimmter Pflanzenarten finden. — Das Vermögen, rothen Zellsaft zu bilden, scheint überhaupt mit wenigen Ausnahmen nur den Phanerogamen zuzukommen, denn die rothe Färbung, welche viele Moose, namentlich in den Bergen, aufweisen, beruht nicht auf der Gegenwart von rothem Zellsaft, sondern auf einer Färbung der Zellmembran; wenigstens gilt dies für alle von dem Verfasser darauf untersuchte Moose.

Wenn man ferner das Verhalten des rothen Farbstoffs zu verschiedenen Basen untersucht, so gewinnt man Anhaltspunkte für die Annahme, dass dieses Pigment eine schwache, zwei- oder mehrwerthige Säure darstellt; denn man findet, dass der Farbenton desselben durch sehr schwache Basen wie Coffein, Antipyrin u. s. w. nur in fast unmerklicher Weise verändert wird; dass mit stärkeren Basen dagegen die Farbe zunächst ins Violett und Blau umschlägt, bei einem grösseren Ueberschuss einer starken Base aber endlich in Grün übergeht. Diese Erscheinungen lassen sich am einfachsten so erklären, dass die freie Säure nur sehr wenig elektrolytisch dissociirt ist und dass die rothe Farbe den nicht dissociirten Molekülen der Säure eigen ist, die blaue Farbe würde den einwerthigen, die grüne Farbe dagegen den zweiwerthigen Ionen der Säure zukommen; wegen der Schwäche der Säure würden sich (in Folge hydrolytischer Dissociation) die zweiwerthigen Ionen in merklicher Menge nur dann bilden, wenn ein gewisser Ueberschuss einer Base zugegen wäre.

Wenn wir die Resultate dieser verschiedenen Betrachtungen zusammenfassen, so kommen wir also zu dem Schlusse, dass der rothe Farbstoff mit einiger Wahrscheinlichkeit als eine glukosidartige Verbindung angesehen werden kann, deren einer Bestandtheil aus irgend einer Gerbsäure besteht; zugleich muss dieser glukosidartige Körper den Charakter einer Säure besitzen, oder doch wenigstens mit Basen Salze zu bilden vermögen[1]).

1) Ohne eine eigentliche Säuregruppe zu besitzen, wäre die Eigenschaft, Salze zu bilden, denkbar, wenn der Farbstoff ein Anhydrid darstellte, oder wenn derselbe an einen aromatischen Kern gebundene Hydroxyle enthielte. Letzteres ist nicht gerade unwahrscheinlich, da ja die Gallussäure und das Tannin, die Stammsubstanzen der Gerbsäuren, mehrere Hydroxylgruppen enthalten und bei der ätherartigen Koppelung der Gerbsäuren mit einem andern Radical nur die Wasserstoffatome einzelner Hydroxylgruppen eliminirt werden dürften.

Ich muss übrigens besonders betonen, dass die hier ausgesprochene Vermuthung über die allgemeine chemische Natur des rothen Pigments speciell auf den Farbstoff sich bezieht, der in den zu dieser Untersuchung benutzten Versuchspflanzen auftritt. Es scheint zwar eine sehr verbreitete Ansicht zu sein, dass die rothe Färbung des Zellsafts bei den verschiedensten Pflanzen immer einer und derselben chemischen Verbindung zuzuschreiben ist; indessen dürfte diese Annahme kaum haltbar sein. Ich habe mich nie eingehender mit dieser Frage beschäftigt: gelegentliche Beobachtungen lehrten mich aber, dass z. B. der rothe Farbstoff der *Amaranthus*-Arten, der wahrscheinlich mit dem rothen Pigment anderer Amaranthaceen und mit demjenigen der rothen Varietät der Zuckerrübe identisch ist, mehrfach in seinem Verhalten von dem Farbstoffe der meisten rothen Säfte abweicht. Ebenso dürfte z. B. das rothe Pigment der Kronblätter von *Papaver Rhoeas* und anderer *Papaver*-Arten mit ähnlich gefärbten Blüthen von dem Farbstoff der meisten anderen Pflanzen sicher verschieden sein. Nicht minder dürfte der rothe Farbstoff von *Tradescantia discolor*, der auch in den Blüthen und Blättern vieler anderer *Commelinaceae* vorkommt, ein dieser Familie eigenthümliches Pigment sein. Ich glaube, dass, wenn man die Zahl der verschiedenen Farbstoffe, welche bei der Roth- und Blaufärbung des Zellsafts der verschiedenen Blüthen, Blätter und Früchte betheiligt sind, auf ca. ein Dutzend schätzt, man diese Zahl eher zu niedrig als zu hoch taxirt. Es ist freilich sehr wohl möglich, dass mehrere dieser Farbstoffe unter sich sehr nahe verwandt sind. Im Uebrigen kann nur eine regelrechte chemische Untersuchung über diese Fragen wirklichen Aufschluss geben.

Verschiedene Erscheinungen haben mich zu der Vermuthung geführt, dass der rothe Farbstoff resp. die rothen Farbstoffe der meisten Pflanzenarten im gelösten Zustande, wie dieselben im Zellsafte vorkommen, sich mehr oder weniger im Zustande der Dissociation befinden und dass eine Entfernung eines oder beider Dissociationsproducte einen weiteren Zerfall des Farbstoffs nach sich zieht. Nach dieser Ansicht würde also der im Zellsaft gelöste Farbstoff sich ähnlich verhalten wie ein in Wasser gelöster Ester, und in der That hat die Bildung eines Esters aus Säure und Alkohol viel Analogie mit der Bildung eines Glukosids.

Die Erscheinungen, welche mich zu dieser Ansicht geführt haben, sind unter anderen folgende:

1. Bei der Rückkehr höherer Temperatur im Frühling sinkt die Concentration des Zuckers im Zellsaft der immergrünen Gewächse, indem aus einem Theil des Zuckers Stärke gebildet wird. Dieser Vorgang wird von einer allmählichen Abnahme und schliesslichem Verschwinden des rothen Farbstoffs aus dem Zellsaft der Blätter begleitet.
2. Die jungen Blätter zahlreicher Pflanzen sind anfänglich röthlich gefärbt, während sie später, nachdem die Chlorophyllkörner ihre vollständige Ausbildung und damit ihre maximale Condensationsfähigkeit erreicht haben, diese röthliche Färbung verlieren.
3. Während bei der ersten Laubentfaltung eines und desselben Exemplars der rothblätterigen Varietäten der Buche, der Haselnuss und anderer Pflanzen alle Blätter ungefähr gleich intensiv roth gefärbt sind, werden die Blätter der stärker beschatteten Aeste, die nur in geringem Maasse assimiliren können, später (z. B. gegen Ende Juni) beinahe rein grün, indem der rothe Farbstoff fast völlig verschwindet.
4. Kultivirt man *Hydrocharis*- oder *Utricularia*-Arten in schwächeren Zuckerlösungen, so erreicht die Rothfärbung selbst nach sehr langer Zeit keinen so intensiven Grad wie in concentrirteren Zuckerlösungen, und nach einer gewissen Zeit nimmt die Intensität der Rothfärbung nicht mehr merklich zu.

Es muss allerdings zugegeben werden, dass diese Beobachtungen für die Richtigkeit der geäusserten Ansicht nicht ganz entscheidend sind, indem man dieselben auch durch andere Annahmen verständlich machen könnte, z. B. durch die Annahme, dass ein Theil des Farbstoffs fortwährend durch Oxydation langsam zerstört wird, während zugleich eine dauernde Neubildung von Farbstoff stattfindet und dass eine Aenderung in den äusseren oder inneren Vegetationsbedingungen diese beiden Vorgänge in ungleicher Weise beeinflussen oder den einen eventuell ganz aufhebt; immerhin scheint mir die zuerst ausgesprochene Deutung der Erscheinungen die wahrscheinlichere zu sein.

Zum Schlusse mag die wichtigere Literatur über die Rothfärbung der Pflanzen und über das diese Rothfärbung bewirkende Pigment eine ganz kurze Besprechung finden.

Die erste wissenschaftliche Untersuchung über den rothen Farbstoff der Pflanzen, wie über die Pflanzenfarbstoffe überhaupt,

verdanken wir Nehemiah Grew[1]). Grew hat unter anderen Dingen festgestellt, dass die Pflanzentheile ihre grünen, rothen und blauen Farben nicht dem Zellhautgerüste verdanken, sondern bestimmten Stoffen, welche im Innern der Zellkammern enthalten sind. Im Weiteren hat er das Verhalten des rothen Farbstoffs Säuren und Alkalien gegenüber kennen gelehrt; ebenso ist es Grews Verdienst, die ersten Untersuchungen über die Löslichkeitsverhältnisse der verschiedenen Pflanzenfarbstoffe angestellt zu haben. Er zeigte z. B., dass das Chlorophyll in Oel und Alkohol, nicht aber in Wasser, löslich ist, dass der rothe Farbstoff sich sowohl in Wasser wie in Alkohol auflöst, während der blaue Farbstoff in Alkohol unlöslich ist.

Im ganzen achtzehnten Jahrhundert sind keine wesentlichen Fortschritte in der Lehre von den pflanzlichen Farbstoffen und den Bedingungen ihres Auftretens zu verzeichnen, eher wäre von einem Rückschritt zu sprechen, indem ein Theil der von Grew festgestellten Thatsachen wieder in Vergessenheit gerieth und der ganze Gegenstand durch einen Wust der willkürlichsten und abgeschmacktesten Hypothesen nur verdunkelt wurde. Das Gleiche gilt übrigens für die ersten Decennien des gegenwärtigen Jahrhunderts. Namentlich fehlte es den verschiedenen Schriftstellern während dieses Zeitraums an den nothwendigen anatomischen Kenntnissen. Von den ziemlich zahlreichen Arbeiten aus dieser Zeit, welche die Pflanzenfarbstoffe behandeln, mögen nur diejenigen von Schubler und Funk (Untersuchungen über die Farben der Blüthen, 1825) und Macaire Princeps (Mém. sur la coloration automnale des feuilles. Mém. de la Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève. T. IV. p. 43) Erwähnung finden, da dieselben einen länger dauernden Einfluss auf die Vorstellungen von dem Zusammenhang der verschiedenen pflanzlichen Farbstoffe untereinander ausübten, welcher noch in die zweite Hälfte des Jahrhunderts reichte. Beiden Abhandlungen gemeinsam ist die Hypothese, dass die blauen und rothen Farbstoffe sich von dem Chlorophyll ableiten; die Darlegungen von Princeps scheinen mir klarer als diejenigen von Schubler und Funk. Aus dem Umstande, dass während des Verschwindens des Chlorophylls aus den Blättern im Herbste Sauerstoff von den Blättern aufgenommen wird, schloss Princeps, dass

---

1) A Discourse on the Colours of Plants, read before the Royal Society, May 3, 1677; abgedruckt in „The Anatomy of Plants", London 1682.

der an Stelle des Chlorophylls erscheinende gelbe Farbstoff einer Oxydation des Chlorophylls seine Entstehung verdanke: durch eine noch weitergehende Oxydation sollte dann in den Blättern gewisser Pflanzen der gelbe Farbstoff in einen rothen verwandelt werden. Eine besondere Stütze für diese Hypothese glaubte Princeps darin zu finden, dass durch Behandlung mit Alkalien (welchen man im Anfang dieses Jahrhunderts vielfach reducirende Eigenschaften zuschrieb) die rothgewordenen Blätter wieder grün werden. Dass der grüne Farbstoff, welcher durch Behandlung des rothen Extractes rothgefärbter Pflanzentheile mit Alkalien entsteht, mit dem Chlorophyll gar nichts zu thun hat, zeigte schon Berzelius; dennoch fand diese Princeps'sche Hypothese unter den Botanikern lange Zeit hindurch zahlreiche Anhänger. Auch Marquart in seiner sonst guten Arbeit[1]) über die Farben der Blüthen schloss sich der Hypothese von der Entstehung der rothen und blauen Farbstoffe aus dem Chlorophyll an, nur glaubte er, dass der Uebergang des Chlorophylls in den blauen Farbstoff des Zellsafts (den er Anthokyan nennt) auf einer Wasserentziehung beruhe. Zu dieser Ansicht wurde er durch die bekannte Erscheinung verleitet, dass die Chlorophyllkörner bei Behandlung mit concentrirter Schwefelsäure eine blaue Farbe annehmen, aber wie Mohl sehr richtig bemerkt hat, musste dieser blaue Farbstoff, wenn derselbe mit dem Anthokyan des Zellsafts identisch wäre, sofort nach seiner Entstehung in die rothe Verbindung übergehen, da nach Marquart's eigener Ansicht der blaue Farbstoff des Zellsafts bei Gegenwart einer freien Säure in eine rothe Modification umgewandelt wird.

Viel bedeutender als die zuletzt genannten Arbeiten ist die vorzügliche Abhandlung von Hugo von Mohl, „Untersuchungen über die winterliche Färbung der Blätter“, welche zuerst im Jahre 1837 veröffentlicht wurde, später um einige Zusätze vermehrt, in Mohl's „Vermischte Schriften“, S. 375—392, Aufnahme fand. Diese Abhandlung scheint mir noch heute die wichtigste allgemeinere Arbeit über die Rothfärbung der Pflanzen zu sein. Mohl war der erste, welcher darauf aufmerksam machte, dass neben denjenigen Pflanzen, deren Blätter kurz nach der Rothfärbung abfallen, es eine grössere Anzahl anderer Pflanzenarten giebt, deren Blätter über den Winter am Leben bleiben und während dieser Jahreszeit eine röthliche Färbung annehmen, um bei der Wieder-

1) Marquart, Ueber die Farben der Blüthen, Bonn 1835.

kehr von wärmerem Wetter im Frühling diese Färbung zu verlieren und einen rein grünen Farbenton zu erhalten.

Da während des Winters alle Blätter dieser Pflanzen, unabhängig von ihrem besonderen Entwicklungsstadium, röthlich gefärbt sind, während zu anderen Jahreszeiten wenigstens die ausgewachsenen und in voller Lebenskraft stehenden Blätter keine solche Rothfärbung aufweisen, so schloss Mohl, dass die winterliche Rothfärbung nicht durch den allgemeinen Entwicklungsgang der Blätter bedingt sein kann, sondern dass dieselbe als eine directe Wirkung der niedrigen Temperatur aufzufassen sei, wobei er es für sehr wahrscheinlich hält, dass ein intensives Licht die Rothfärbung unterstützt. Experimente über den Einfluss der Kälte auf das Eintreten der Rothfärbung hat freilich auch Mohl keine angestellt. — Durch den Nachweis, dass in sehr vielen Fällen der rothe Farbstoff in den Epidermiszellen localisirt ist und dass gerade diese Zellen bei den meisten Pflanzen kein Chlorophyll enthalten, und durch den weiteren Nachweis, dass in vielen Pflanzenzellen neben rothem Zellsaft völlig unveränderte Chlorophyllkörner bestehen, hat Mohl der Hypothese, dass das rothe Pigment des Zellsafts durch eine chemische Umwandlung des Chlorophylls entsteht, jede thatsächliche Basis benommen, was freilich nicht verhinderte, dass diese Hypothese noch lange Anhänger zählte. Obgleich man seit Mohl wohl allgemein der niedrigen Temperatur im Herbste eine gewisse Bedeutung bei der Rothfärbung zugeschrieben hat, ist dieser Einfluss seither im Ganzen unterschätzt worden.

Von weit geringerer Bedeutung als Mohl's Arbeit ist eine Dissertation Morren's, „Sur les Feuilles vertes et colorées". Gand 1858. Diese umfangreiche Abhandlung (214 Seiten) enthält eigentlich sehr wenig neues Material, dagegen findet man in derselben eine gute Besprechung der vorhergehenden Literatur und eine erschöpfende Bibliographie über den Gegenstand bis zum Jahre 1857. Morren schliesst sich im Wesentlichen den Ansichten Mohls an und spricht sich namentlich gegen die Umwandlung des Blattgrüns in die Farbstoffe des Zellsafts aus. Der Einfluss des Lichts bei der Entstehung des rothen Farbstoffs wird von ihm unterschätzt, wenn auch richtig ist, dass das Licht ebensowenig bei allen Blättern und Stengeln wie bei allen Blüthen eine unerlässliche Bedingung für das Auftreten des rothen Pigments ist; so sind bekanntlich die unterirdischen Theile der rothen Varietät der Zuckerrübe doch roth gefärbt, ebenso die innersten Blätter des Rothkohls,

obgleich das Licht zu denselben kaum in merklicher Intensität durchdringen kann. Nach Morren sind auch die im vollständigen Dunkeln erzogenen Keimlinge des Rothkohls röthlich gefärbt. Morren spricht sich indessen viel zu allgemein gegen einen directen Einfluss des Lichtes bei der Rothfärbung aus.

Wichtiger ist eine Abhandlung Wigands[1]) aus dem Jahre 1862, in welcher zum ersten Mal die Vermuthung ausgesprochen wird, dass die Bildung des rothen Farbstoffs in einer Beziehung zu den Gerbstoffen steht. Wie bereits früher erwähnt, ist diese Ansicht von den meisten späteren Autoren festgehalten worden, so z. B. von Kraus, von Kutscher und von Pick[2]). Bei dem zuletzt genannten Autor findet man nähere Angaben über die Literatur des Gegenstands. In der vorliegenden Arbeit sind neue Stützen für die Beziehungen von Gerbstoffen zu der Bildung des rothen Pigments bei verschiedenen Pflanzen beigebracht worden, doch bin ich nicht der Ansicht, dass alle im Zellsaft vorkommenden rothen Farbstoffe sich von Gerbsäuren ableiten, so scheint mir z. B. der Farbstoff der rothen Zuckerrüben keine Gerbstoffverbindung zu sein.

Von der neueren Literatur über die Rothfärbung von Pflanzen ist in anatomischer Beziehung namentlich eine Arbeit von Hassack[3]) hervorzuheben, die sich freilich nur mit der anatomischen Vertheilung des rothen Pigments bei den dauernd roth gefärbten Blättern beschäftigt. Auch in Engelmann's interessanter Abhandlung „Die Farben bunter Laubblätter und ihre Bedeutung für die Zerlegung der Kohlensäure"[4]) findet man eine grössere Anzahl Angaben über die Vertheilung des rothen Farbstoffs in den Blattgeweben. In erster Linie kommt es aber Engelmann in dieser Arbeit darauf an, zu zeigen, dass die Lösung des Blattroths diejenigen Strahlen, welche nach ihm bei der Kohlenstoffassimilation hauptsächlich betheiligt sind, fast ungeschwächt durchlässt und nur diejenigen Strahlen absorbirt, welche vom Chlorophyll nicht festgehalten werden und für die Assimilation kaum in Betracht kommen.

---

1) Wigand, Einige Sätze über die physiologische Bedeutung des Gerbstoffs und der Pflanzenfarbe (Bot. Ztg., 1862, Sp. 3, 121 u. f.).

2) Pick, Bedeutung des rothen Farbstoffs bei den Phanerogamen (Bot. Centralbl. Bd. 16, p. 281, 1883).

3) Hassack, Unters. über den anatomischen Bau bunter Laubblätter (Bot. Centralbl. Bd. 28, 1886).

4) Bot. Ztg. 1886, Spaltenzeile 393 u. f.

In neuerer Zeit hat man sich namentlich der Frage nach der ökologischen Bedeutung der Rothfärbung der Pflanzen zugewendet. Ueber diesen Gegenstand haben z. B. Pick, Kerner und namentlich Stahl bemerkenswerthe Arbeiten geliefert.

Pick[1]) wies auf die Thatsache hin, dass bei den Phanerogamen besonders solche Organe häufig roth gefärbt sind, in denen Kohlenhydrate in höherem Maasse auf der Wanderung begriffen sind. Dies gelte in besonders ausgeprägter Weise für die jungen Triebe unserer Laubhölzer und mancher perennirender Gewächse. Eine theilweise Erklärung für diese Thatsache findet man übrigens in der vorliegenden Untersuchung. Pick hat die eigenthümliche Hypothese aufgestellt, dass rothes Licht als solches die Umwandlung von Stärke in Zucker begünstige und sucht hierin und in der dadurch erleichterten Wanderung der Kohlenhydrate die Bedeutung des rothen Farbstoffs. Die von Pick angeführten Versuche, welche diese Ansicht stützen sollten, sind indessen allzu roh, als dass man denselben einen grösseren Werth beilegen könnte. Was Pick übrigens eigentlich sagen will, ist wohl, dass die von dem rothen Farbstoff absorbirten Lichtstrahlen der Stärkeauflösung hinderlich sind; denn dadurch, dass weisses Licht durch eine Lösung des rothen Farbstoffs geht, wird die Intensität der rothen Strahlen nicht erhöht (durch Fluorescenz könnte dies in dem vorliegenden Falle nicht geschehen). Im Uebrigen bringt Pick's Abhandlung ein reiches Thatsachenmaterial über die Rothfärbung zusammen.

Kerner[2]) kommt in seinem „Pflanzenleben“ wiederholt auf die Bedeutung des rothen Farbstoffs zu sprechen und schreibt demselben sehr verschiedene Functionen zu. Einmal soll derselbe bei zu intensivem Licht das Chlorophyll vor der Zersetzung bewahren, also gewissermaassen als Lichtschirm dienen, dann soll derselbe bei anderen Gelegenheiten in analoger Weise noch andere chemische Verbindungen, namentlich die Kohlenhydrate, vor der oxydirenden Wirkung des starken Lichts schützen und zugleich die Stoffumwandlungen und Stoffwanderungen fördern; in wieder anderen Fällen, so namentlich dann, wenn der Farbstoff auf der unteren Seite der Blätter vorkommt, was an zahlreichen Pflanzenarten im Grunde der Laubwälder beobachtet wird, schreibt Kerner demselben eine durch die vollständigere Absorption der Lichtstrahlen

1) Pick, l. c.

2) Kerner, Pflanzenleben, 1. Aufl., Bd. I, p. 364—365, p. 455—457 und p. 485—486 (1887).

bedingte Erwärmung der Pflanzen zu, was besonders dem Wachsthum der betreffenden Pflanzentheile zu Gute kommen soll.

Obgleich man Kerner's Beobachtungsschärfe und die Fülle seiner Detail-Kenntnisse bewundern muss und gerne die von ihm vorgetragenen Ansichten über die Bedeutung des rothen Farbstoffs als geschickte Fragestellungen gelten lassen kann, so darf man dieselben durchaus nicht als bewiesene Lehren ansehen. Dieselben sind vielmehr der Verification sehr bedürftig, was freilich Kerner nicht zu fühlen schien. Was namentlich die Lichtschirm-Hypothese anbetrifft, so muss dagegen eingewendet werden, dass diejenigen Strahlen, welche nach Pringsheim in erster Linie bei der Zersetzung des Chlorophylls in Betracht kommen, von der rothen Farbstofflösung nur in sehr geringem Grade absorbirt werden und dass deswegen dieser Lösung eine wesentlich schützende Wirkung nicht zukommen wird.

Weit bedeutender als die Arbeiten von Pick und Kerner scheinen mir die Untersuchungen Stahl's zu sein. In seiner interessanten und inhaltsreichen Abhandlung „Ueber bunte Laubblätter"[1]) lässt Stahl die Schirm-Hypothese auf sich beruhen und schreibt dem rothen Farbstoff in erster Linie, ähnlich wie Kerner es für gewisse Fälle gethan hat, eine erwärmende Function zu. Stahl hat wirklich durch besondere Versuche gezeigt, dass roth gefärbte Pflanzentheile, wenn sie beleuchtet werden, thatsächlich eine nicht unbeträchtlich höhere Temperatur annehmen als die nicht gerötheten Stellen. Stahl glaubt, die Pick'sche Ansicht betreffs der Bedeutung der Rothfärbung folgendermaassen modificiren und erweitern zu müssen: „In dem Wärme absorbirenden Blattroth besitzt die Pflanze ein Mittel, die Stoff- und Kraftwechselprocesse zu beschleunigen." Weiterhin glaubt Stahl, dass die durch den rothen Farbstoff bedingte grössere Wärmeabsorption namentlich im Dienste der Transpiration stehe, indem er besonders darauf hinweist, dass in den Tropen Pflanzen mit bunt gefärbten Blättern hauptsächlich im schattigen Grunde der dampfgesättigten Urwälder vorkommen. Stahl hat in der That seinen Ausgangspunkt sehr geschickt gewählt; gerade bei diesen Pflanzen, welche unter Bedingungen wachsen, die bei den meisten Pflanzenarten für die Entstehung des rothen Pigments recht un-

---

1) E. Stahl in Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg. Vol. XIII, p. 137—216, 1896

günstige sind, kann man kaum bezweifeln, dass die Gegenwart des Farbstoffs eine Anpassungserscheinung ist und dass das regelmässige Vorkommen desselben der natürlichen Selection zu verdanken ist und bei Erwägung der besonderen Bedingungen, unter welchen diese Pflanzen wachsen, scheint zur Zeit Stahl's Ansicht über die Bedeutung des Farbstoffs, wenigstens für diese Fälle seines Vorkommens, die einzig plausible. Stahl bleibt sich auch stets bewusst, dass nur nach mannigfaltigen Versuchen in den verschiedensten Richtungen ein abschliessendes Urtheil über den Gegenstand getroffen werden kann.

Wenn nun die Fragestellung der Oekologen eine ganz andere ist als diejenige, welche der vorliegenden Untersuchung zu Grunde liegt, so wird eine genaue Kenntniss aller Factoren, welche bei der Bildung des rothen Farbstoffs betheiligt sind, das Urtheil, ob in einem concreten Falle die Gegenwart des Farbstoffs als eine Anpassungserscheinung, oder als eine für das Gedeihen der Pflanze unbedeutende Nebenerscheinung aufzufassen sei, vielfach erleichtern. Freilich sind durch die gegenwärtige Untersuchung erst einzelne dieser Factoren näher präcisirt worden.

Zürich, im November 1898.

Weitere Beiträge zur Biologie des Pollens.

Von

Bengt Lidforss.

Einl[illegible]ung.

In einer früheren Arbeit[1] [illegible]e ich zu zeigen gesucht, dass die von Jussieu und Needha[illegible]egründete und in jüngster Zeit besonders scharf von Kerner [illegible]tretene Ansicht von der unbedingt schädlichen Einwirkun[illegible] Wassers auf den Pollen mit den Thatsachen nicht gut verei[illegible]. Das Absterben der in Leitungswasser gebrachten Poll[illegible]r beruht nach meinen Beobachtungen in vielen Fällen nicht [illegible]ler Einwirkung des Wassers an sich, sondern wird verursacht [illegible]ch die im Wasser vorhandenen Mineralsalze; es konnte gezeigt [illegible]den, dass in bestimmten Fällen schon 0,01 proc. Concentrationen [illegible]nes Calcium- oder Kaliumsalzes genügen, um das momentane Absterben des Pollens zu veranlassen. In chemisch reinem Wasser keimen dagegen eine sehr beträchtliche Anzahl Pollenkörner ebenso gut wie in Zuckerlösungen, treiben lange Schläuche, die in diesem Medium nicht selten 20 Stunden oder noch länger lebendig bleiben. Diese Thatsache ist besonders deshalb von Interesse, weil in der freien Natur der Blüthenstaub nur den Einwirkungen von chemisch reinem Wasser — Regenwasser — ausgesetzt ist, und es wurde auch darauf hingewiesen, dass solche gegen Benetzung resistente Pollenkörner vorwiegend bei denjenigen Pflanzen zu finden sind, deren Sexualorgane den atmosphärischen Niederschlägen exponirt sind. Ferner wurde gezeigt, dass Pflanzen mit ungeschützten Sexualorganen keineswegs, wie von Kerner angegeben wird, nur in solchen Gegenden auftreten, in denen Regenzeiten mit regenlosen Perioden abwechseln; im Gegentheil betheiligen sich solche Arten recht zahlreich an der Zusammensetzung der mitteleuropäischen Flora.

---

1) Zur Biologie des Pollens. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXIX, p. 1—38.

Wenn nun auch im Allgemeinen ein unverkennbarer Parallelismus zwischen Nichtgeschütztsein und Widerstandsfähigkeit des Pollens constatirt wurde, so fanden sich doch auch Thatsachen, die darauf hindeuteten, dass die geschützte resp. exponirte Lage der Sexualorgane allein in dieser Hinsicht nicht immer ausschlaggebend wäre, sondern dass auch andere Factoren auf die Widerstandsfähigkeit des Pollens gegen Nässe einen Einfluss ausüben könnten. Als ein solcher Factor wurde ausdrücklich der Feuchtigkeitsgehalt der Luft in Anspruch genommen[1]). Ein Einfluss der wechselnden Luftfeuchtigkeit wurde speciell darin gefunden, dass ein unter normalen Umständen ganz widerstandsfähiger Pollen nach einer sehr heissen Trockenperiode diese Resistenzfähigkeit einbüsste. Dieser Einfluss war so augenfällig, dass seine Existenz kaum in Abrede gestellt werden konnte, obgleich nähere Untersuchungen über diesen Punkt damals nicht vorlagen.

Als bemerkenswerthe Ausnahmen von der allgemeinen Regel, dass Pflanzen mit exponirten Sexualorganen meistens einen gegen Nässe widerstandsfähigen Blüthenstaub besitzen, wurden besonders die Umbelliferen, die Valerianaceen und die Dipsaceen namhaft gemacht. Die meisten von den diesen Familien angehörigen Pflanzen führen einen gegen Benetzung sehr empfindlichen Pollen, obwohl die Sexualorgane fast ganz ungeschützt sind. Auf die Frage, ob und in welcher Weise dieser Nachtheil von den betreffenden Pflanzen compensirt wird, wurde bei jener Gelegenheit nicht näher eingegangen[2]).

Die vorliegende Arbeit, welche als eine directe Fortsetzung der vorigen Abhandlung zu betrachten ist, beschäftigt sich in erster Linie mit den eben erwähnten Verhältnissen. Obgleich, wie schon hervorgehoben, der Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Widerstandsfähigkeit des Pollens auf Grund in der Natur gemachter Beobachtungen als äusserst wahrscheinlich hingestellt werden musste, war es doch erwünscht, die Richtigkeit dieser Ansicht durch experimentelle Belege zu erweisen. Dieser Nachweis ist auch gelungen; die betreffenden Belege finden sich im zweiten Capitel dieser Arbeit. In Bezug auf den zweiten Punkt — ob bei Pflanzen mit exponirten Sexualorganen und regenempfindlichen Pollen besondere Verhältnisse existiren, durch welche die Nachtheile der

1) Zur Biologie des Pollens, p. 6.

2) l. c., p. 13.

mangelnden Widerstandsfähigkeit compensirt werden — haben meine Beobachtungen ebenfalls zu positiven Ergebnissen geführt. Die in dieser Hinsicht ermittelten Thatsachen werden mitgetheilt im Capitel IV.

Eine dritte Frage, welche in dieser Arbeit behandelt werden soll, betrifft den Stärkegehalt der Pollenkörner. In meiner schon citirten Abhandlung wurde beiläufig die Thatsache mitgetheilt, dass die Pollenkörner der Anemophilen fast ausnahmslos stärkehaltig sind[1]). Fortgesetzte Beobachtungen haben die Richtigkeit dieser Angabe nur bestätigt; die biologische Bedeutung dieser Thatsache wird im Capitel VI behandelt, wo auch die betreffenden Belege zu finden sind.

Die in der ersten Mittheilung (1895) besprochenen Pflanzen vertheilen sich auf die verschiedensten Familien, allein ihre Anzahl ist nicht gerade erheblich, wenn auch gross genug, um das zu zeigen, was ich damals zeigen wollte. Die Frage nach dem Einfluss der wechselnden Luftfeuchtigkeit auf die Ausbildung des Pollens sowie einige neu auftauchende Gesichtspunkte machten es wünschenswerth, ein grösseres Pflanzenmaterial heranzuziehen, und so habe ich in den letzten 3 Jahren eine Reihe Beobachtungen gemacht, die hier als Belege (im Capitel V) mitgetheilt werden. Von besonderem Interesse war es, die einschlägigen Verhältnisse in der regio alpina zu studiren, und ich unternahm deshalb, mit Unterstützung von der Akademie der Wissenschaften zu Stockholm, im Sommer 1897 eine Reise nach den Hochgebirgen in Jemtland (63° 30′ nördlicher Breite), wo besonders die alpine Flora am Åreskutan (1500 m) und um Storlien untersucht wurde. Im Uebrigen wurden hauptsächlich die in Schonen wildwachsende Flora sowie die im botanischen Garten zu Lund kultivirten Pflanzen untersucht.

Die bei den fortgesetzten Untersuchungen benutzte Methodik ist im Wesentlichen dieselbe, die in der ersten Abhandlung geschildert wurde. Das Erscheinen einer Arbeit von Prof. Dr. Hansgirg[2]), in welcher der Verfasser behauptet, zu den meinigen fast diametral entgegengesetzten Resultaten gekommen zu sein,

---

1) l. c., p. 31.

2) Anton Hansgirg, Beiträge zur Biologie und Morphologie des Pollens. Sitzungsber. d. kgl. böhm. Gesellsch. d. Wissensch., math.-naturw. Klasse. Prag 1897. Eine vorläufige Mittheilung „Zur Biologie des Pollens" in Oesterreich. Botan. Zeitschr., Bd. XLVII (1897), p. 48—52.

macht es indessen nothwendig, auf einige Punkte der Methodik etwas näher einzugehen, um zu zeigen, wie Prof. Hansgirg zu seinen abweichenden Resultaten gekommen ist.

Erster Abschnitt.

Capitel I.

Zur Methodik pollenbiologischer Untersuchungen.

Eine Untersuchung über die Widerstandsfähigkeit des Pollens gegen Nässe erscheint in methodischer Hinsicht überaus einfach. Es handelt sich, könnte man wohl meinen, nur darum, den Pollen in Wasser zu bringen, um dann zu constatiren, ob er beschädigt wird oder nicht. Dies ist ja bis zu einem gewissen Grade ganz richtig, ebenso sicher ist aber auch, dass gerade auf diesem Gebiete eine beträchtliche Anzahl Fehlerquellen vorhanden sind, deren Nichtbeachtung jedenfalls zu falschen Anschauungen führt.

Eine Vorsichtsmassregel, die unbedingt eingehalten werden muss, wenn man auf unserem Gebiete sichere Resultate erhalten will, besteht darin, dass man nur völlig reifen, spontan ausgestäubten Pollen verwendet[1]). Um in dieser Weise qualificirten Pollen zu erhalten, erscheint es ja sehr bequem, die zu verwendenden Blüthenzweige Abends abzuschneiden und in Gläser an ein Fenster im Zimmer zu stellen[2]), um den Pollen am nächsten Morgen in den eben geöffneten Antheren zu ernten. Allein schon bei einer derartigen Verfahrungsweise macht sich meistens eine Fehlerquelle geltend. Die Atmosphäre im Laboratorium ist nämlich gewöhnlich bedeutend trockener als die Luft im Freien, und diese Differenz der Luftfeuchtigkeit genügt in manchen Fällen, um eine Herabsetzung der Widerstandsfähigkeit des Pollens gegen Nässe zu be-

1) Der den ungeöffneten Antheren entnommene Pollen besitzt, auch wenn die morphologische Differenzirung völlig abgeschlossen ist, meistens ganz andere vitale Eigenschaften als der spontan ausgestäubte. Vergl.: Zur Biologie des Pollens, p. 5.

2) In dieser Weise hat z. B. Lopriore verfahren, um den für seine Versuche benutzten Pollen zu erhalten, was in diesem Falle, wo es sich um die Einwirkung der Kohlensäure auf in Zuckerkulturen entwickelte Pollenschläuche handelte, durchaus zulässig war. Lopriore, Ueber die Einwirkung von Kohlensäure auf das Protoplasma der lebenden Pflanzenzelle. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXVIII, p. 590.

wirken. Bringt man z. B. Abends noch nicht aufgegangene Blüthen von *Gagea lutea* in's Laboratorium und belässt man sie hier, selbstverständlich mit den Stielen im Wasser steckend, bis die Antheren sich geöffnet haben, so constatirt man meistens, dass ein beträchtlicher Procentsatz der Pollenkörner in dest. H_2O schnell abstirbt, und dass öfters von sämmtlichen Körnern kein einziges einen Schlauch treibt. Ganz anders verhält sich aber der Morgens direct im Freien eingesammelte Blüthenstaub der *Gagea:* dieser ist gegen Nässe völlig widerstandsfähig, die Körner platzen in dest. H_2O gar nicht, sondern treiben zahlreiche, gut ausgebildete Schläuche. Die an sich ziemlich unwahrscheinliche Annahme, es könne bei den im Laboratorium aufgegangenen Blüthen die verminderte Widerstandsfähigkeit des Pollens durch Lädirung der Blüthenstiele (und vielleicht durch damit verknüpfte Verlangsamung der Wasserleitung) hervorgerufen sein, wird widerlegt durch die Erfahrung, dass abgeschnittene Blüthenknospen, die in Gläser auf den Rasen im Freien placirt waren, einen ganz widerstandsfähigen Pollen lieferten. Da nun andere Factoren, wie Temperaturdifferenzen u. dgl., ausgeschlossen waren[1]), bleibt es nur übrig, die Verschiedenheit der Luftfeuchtigkeit für die ungleiche Widerstandsfähigkeit verantwortlich zu machen.

Weitere Beispiele dieser Art werden im Folgenden angeführt, hier sei nur hervorgehoben, dass der Blüthenstaub wohl nicht immer, aber doch bei recht vielen Arten in dieser Weise von der Luftfeuchtigkeit afficirt wird. Will man diese Fehlerquelle vermeiden, empfiehlt es sich, den Pollen im Freien einzusammeln, und zwar am besten in den frühen Morgenstunden, ehe derselbe von Bienen und Schmetterlingen weggeschleppt worden.

Besonderes Gewicht ist darauf zu legen, dass die zur Verwendung gelangenden Individuen ein normales Gedeihen führen. Von allen Organen der Pflanze scheinen bezüglich der Functionstüchtigkeit die Geschlechtsorgane am meisten gegen äussere Einflüsse empfindlich zu sein; schlechter Boden, schwache Beleuchtung, niedrige Temperatur sind Umstände, die nicht nur auf die Blüthenbildung, sondern vielleicht in noch höherem Grade auf die Ausbildung des Pollens influiren.

Als eine Folge unzureichender Wärmezufuhr ist es ohne Zweifel

---

1) Selbstverständlich wurde bei derartigen Versuchen dafür gesorgt, dass im Laboratorium keine schädlichen Dämpfe irgend welcher Art vorhanden waren.

zu bezeichnen, dass Pflanzen aus südlicheren Florengebieten, welche z. B. im botanischen Garten zu Jena noch einen kräftigen, in dest. H_2O ausgiebig keimenden Pollen ausbilden, im botanischen Garten zu Lund[1]) einen anscheinend schwächlicheren und gegen Nässe merkbar empfindlicheren Pollen hervorbringen. Insbesondere gilt dies von verschiedenen *Nicotiana*- und *Lobelia*-Arten, welche in mässig warmen Sommern bei uns in Schonen ein ziemlich kümmerliches Dasein führen, während sie in Jena sehr üppig gedeihen. Auf analoge Ursachen ist es wohl zurückzuführen, dass der Pollen von *Impatiens parviflora*, der während der Sommermonate sehr schön in Rohrzuckerlösungen keimt, im October dagegen nur spärlich in künstlichen Nährlösungen zum Keimen gebracht werden kann, obgleich zu dieser Zeit die Pflanze z. B. bei Jena noch sehr reichlich blüht. — Noch deutlicher lässt sich vielleicht der Einfluss unzureichender Wärmezufuhr in der regio alpina constatiren. Als bei Åre (Jemtland) am 24. Juni die Temperatur auf + 3° C. herunterging, konnte am nächsten Tage eine allgemeine Herabsetzung der Widerstandsfähigkeit des Pollens constatirt werden, und zwar besonders bei Arten mit ungeschützten Sexualorganen. Der Pollen der alpinen Salices (*S. reticulata*, *S. lanata*, *S. herbacea* u. s. w.), der *Diapensia lapponica*, *Tofieldia borealis* u. s. w., welcher sonst durch hohe Resistenzfähigkeit gegen Nässe ausgezeichnet ist, wurde nach Einbringen in dest. H_2O fast momentan dunkel gefärbt und trieb meistens nur sporadische Schläuche.

Ueber die Einwirkung verschiedener Lichtintensitäten auf die Blüthenbildung liegen, ausser den grundlegenden Untersuchungen von Sachs[2]), interessante Beobachtungen von Vöchting[3]) vor. Als Resultat der Vöchting'schen Untersuchungen hat sich u. A. herausgestellt, dass die Beleuchtung nicht unter ein gewisses Maass sinken darf, wenn die Blüthenbildung sich in normaler Weise vollziehen soll, und dass dem völligen Aufhören der Blüthenbildung noch ein Stadium vorangeht, wo zwar noch Knospen angelegt werden, aber in frühem Jugendalter zu Grunde gehen. In gewissen Fällen reagirt die Pflanze auf die veränderte Beleuchtungsintensität

1) Lund, im südlichen Schonen, 8 km vom Meere entfernt, liegt auf 55° 43' nördlicher Breite, und besitzt ein verhältnissmässig mildes Klima (etwa wie Kopenhagen).

2) Gesammelte Abhandlungen, Bd. 1, p. 207.

3) Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüthen. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXV, p. 149.

Wasser allgemein stattfindende Keimung das unmittelbarste Kriterium der Widerstandsfähigkeit ausmacht. Dagegen lässt sich eine partielle Keimung keineswegs in diesem Sinne verwerthen. Sehr oft kommt es nämlich vor, dass die gegen Nässe empfindlichen Pollenkörner nicht alle zu gleicher Zeit zerplatzen, wenn sie in einen Tropfen reinen Wassers gebracht werden. Enthalten nun die Pollenkörner osmotisch wirkende Stoffe, was besonders bei manchen Entomophilen der Fall ist, so werden, vorausgesetzt dass sich zahlreiche Körner im Kulturtropfen befinden, diejenigen Körner, welche nicht momentan platzen, nicht mehr von reinem Wasser, sondern von einer osmotisch wirkenden Lösung umspült. Wenn aus den geplatzten Körnern lösliche Kohlehydrate in die Kulturflüssigkeit hineingetreten sind, befinden sich also die einstweilen nicht geplatzten Körner in einer Zuckerlösung von einer gewissen Concentration; eine in dieser Lösung stattfindende Keimung besagt natürlich nichts über die Widerstandsfähigkeit gegen reines Wasser. Will man in derartigen Fällen sichere Aufschlüsse bekommen, muss man also einen relativ grossen Kulturtropfen mit wenigen Körnern verwenden.

Andererseits wäre es aber ganz verfehlt, aus dem Ausbleiben der Keimung auf eine Beschädigung des Pollens schliessen zu wollen. Manche Pollenkörner werden nämlich nur durch besondere Reizmittel zum Keimen veranlasst[1]), und wenn derartige Stoffe in der Kulturflüssigkeit nicht vorhanden sind, können die Körner stundenlang lebendig bleiben, ohne auch einen einzigen Schlauch zu bilden. Durch Zusatz geeigneter Stoffe können aber derartige Körner, die schon eine geraume Zeit in dest. H_2O verweilt haben, zur ausgiebigsten Schlauchbildung gelockt werden.

Als in dieser Beziehung instructive Beispiele mögen von vielen hier nur *Sambucus racemosa* und *Convallaria verticillata* angeführt werden. Der Pollen von *Sambucus racemosa* bleibt in dest. H_2O Stunden lang liegen, ohne dass ein einziges Korn keimt, dagegen treibt der Pollen von *C. verticillata* in 2 Stunden 20% Schläuche. Fasst man die Keimfähigkeit als ein ausschlaggebendes Kriterium bezüglich der Widerstandsfähigkeit auf, bekommt man also das Resultat, dass der Pollen von *C. verticillata*, deren Sexualorgane

1) Als einen solchen Reizstoff hat bekanntlich Molisch für den Pollen der Ericaceen die Aepfelsäure erkannt. (Zur Physiologie des Pollens. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. in Wien, Bd. CII, Abth. I, p. 423.)

ist[1]). Auf analoge Ursachen ist es vielleicht zurückzuführen, wenn verpflanzte Fichten und Thujen trotz reichlicher Blüthenbildung keine Früchte hervorbringen[2]).

Der Einfluss ungünstiger Lebensbedingungen macht sich oft in der morphologischen Ausbildung des Pollens bemerkbar, und zwar so, dass ein beträchtlicher Procentsatz der Pollenkörner aus verkümmerten, fast inhaltsleeren Körnern besteht. In anderen Fällen kann die morphologische Ausbildung des Pollens anscheinend normal sein, allein die vitalen Eigenschaften sind mehr oder weniger modificirt worden, und diese krankhafte Veränderung äussert sich unter Anderem auch darin, dass die Widerstandsfähigkeit gegen Benetzung herabgesetzt wird. Es empfiehlt sich deshalb, für pollenbiologische Untersuchungen vorwiegend wildwachsende Pflanzen und von den kultivirten Arten nur solche zu verwenden, die in der Kultur völlig normal gedeihen. In manchen Gewächshäusern, die, um einen drastischen Ausdruck von Goebel zu verwenden, vielfach nur als Pflanzen-Spitäler zu bezeichnen sind, ist ja dies nur bei den wenigsten Pflanzen der Fall; die in kleine Töpfe gebannten, schlecht bewurzelten Pflanzen, die vielleicht noch die tropischen Lebensbedingnngen gewohnt waren, müssen natürlich oft ein recht elendes Dasein führen, dessen Armseligkeit sich auch bei der Pollenbildung geltend macht.

In Erwägung dieser Verhältnisse habe ich für meine Untersuchungen vorwiegend wildwachsende Pflanzen gewählt und von den kultivirten nur solche herangezogen, die in völlig normaler Weise vegetirten. Eine ganze Reihe von Gewächshauspflanzen und auch manche Freilandpflanzen kamen deshalb nicht mit in Betracht, da es in vielen Fällen recht deutlich, in anderen gar nicht ausgeschlossen war, dass die Sexualorgane mehr oder weniger geschwächt waren.

Handelt es sich nun darum, zu entscheiden, ob der Pollen von Wasser beschädigt wird oder nicht, so ist es klar, dass eine im

1) Ein hübsches Beispiel derartiger Zwergformen ist der von Lange als eigene Art beschriebene, fast gänzlich sterile *Rubus exilis*, der nur eine durch äussere Umstände hervorgerufene Zwergform des *Rubus Radula* Weihe darstellt. Bei manchen Zwergformen ist die Samenbildung nur stark reducirt.

2) Goebel, Organographie der Pflanzen, I. Theil, p. 182 ff.

Wasser allgemein stattfindende Keimung das unmittelbarste Kriterium der Widerstandsfähigkeit ausmacht. Dagegen lässt sich eine partielle Keimung keineswegs in diesem Sinne verwerthen. Sehr oft kommt es nämlich vor, dass die gegen Nässe empfindlichen Pollenkörner nicht alle zu gleicher Zeit zerplatzen, wenn sie in einen Tropfen reinen Wassers gebracht werden. Enthalten nun die Pollenkörner osmotisch wirkende Stoffe, was besonders bei manchen Entomophilen der Fall ist, so werden, vorausgesetzt dass sich zahlreiche Körner im Kulturtropfen befinden, diejenigen Körner, welche nicht momentan platzen, nicht mehr von reinem Wasser, sondern von einer osmotisch wirkenden Lösung umspült. Wenn aus den geplatzten Körnern lösliche Kohlehydrate in die Kulturflüssigkeit hineingetreten sind, befinden sich also die einstweilen nicht geplatzten Körner in einer Zuckerlösung von einer gewissen Concentration; eine in dieser Lösung stattfindende Keimung besagt natürlich nichts über die Widerstandsfähigkeit gegen reines Wasser. Will man in derartigen Fällen sichere Aufschlüsse bekommen, muss man also einen relativ grossen Kulturtropfen mit wenigen Körnern verwenden.

Andererseits wäre es aber ganz verfehlt, aus dem Ausbleiben der Keimung auf eine Beschädigung des Pollens schliessen zu wollen. Manche Pollenkörner werden nämlich nur durch besondere Reizmittel zum Keimen veranlasst[1]), und wenn derartige Stoffe in der Kulturflüssigkeit nicht vorhanden sind, können die Körner stundenlang lebendig bleiben, ohne auch einen einzigen Schlauch zu bilden. Durch Zusatz geeigneter Stoffe können aber derartige Körner, die schon eine geraume Zeit in dest. H_2O verweilt haben, zur ausgiebigsten Schlauchbildung gelockt werden.

Als in dieser Beziehung instructive Beispiele mögen von vielen hier nur *Sambucus racemosa* und *Convallaria verticillata* angeführt werden. Der Pollen von *Sambucus racemosa* bleibt in dest. H_2O Stunden lang liegen, ohne dass ein einziges Korn keimt, dagegen treibt der Pollen von *C. verticillata* in 2 Stunden 20 % Schläuche. Fasst man die Keimfähigkeit als ein ausschlaggebendes Kriterium bezüglich der Widerstandsfähigkeit auf, bekommt man also das Resultat, dass der Pollen von *C. verticillata*, deren Sexualorgane

1) Als einen solchen Reizstoff hat bekanntlich Molisch für den Pollen der Ericaceen die Aepfelsäure erkannt. (Zur Physiologie des Pollens. Sitzungsber. Akad. d. Wissensch. in Wien, Bd. CII, Abth. I, p. 423.)

gegen die atmosphärischen Niederschläge gut geschützt sind, bedeutend widerstandsfähiger ist als der Pollen von *Sambucus racemosa*, deren Staubfäden und Narben gänzlich ungeschützt sind. Die Verhältnisse liegen aber gerade umgekehrt; denn durch nachträglichen Zusatz von 1 proc. Rohrzuckerlösung lässt sich zeigen, dass die *Sambucus*-Körner noch alle lebendig sind, während die überwiegende Mehrzahl der *Convallaria*-Körner todt sind und die gekeimte Minderzahl sich nicht in reinem Wasser, sondern in einer Zuckerlösung befindet.

Ich habe diese Verhältnisse etwas ausführlicher besprochen, weil ich aus der Abhandlung von Prof. Hansgirg den Eindruck gewonnen habe, dass der Autor die jetzt besprochenen Fehlerquellen nicht genügend beachtet hat. Soviel ist jedenfalls sicher, dass er eine von den wichtigsten Fehlerquellen nicht berücksichtigt hat, obwohl dieselbe ihm zur Zeit der Ausführung seiner Arbeit nicht unbekannt war. Diese Fehlerquelle besteht darin, dass er für seine Versuche nicht destillirtes Wasser oder Regenwasser, sondern gewöhnliches Leitungswasser verwendet hat. Allerdings spricht Hansgirg in seiner Arbeit mehrfach von „chemisch reinem Wasser“ als Kulturflüssigkeit, was er aber darunter versteht, geht deutlich genug aus folgender Auseinandersetzung hervor[1]):

„Da ich bei meinen Untersuchungen über die Widerstandsfähigkeit des Pollens gegen Wasser bloss die Resistenzfähigkeit der Pollenkörner gegen Regenwasser prüfte, so versuchte ich, den von mir untersuchten Pollen nie in künstlichen Nährlösungen, sondern in chemisch reinem Wasser zum Keimen zu bringen, und benutzte bei meinen Pollenkulturen, insbesondere bei Pflanzenarten aus Gewächshäusern und bei solchen in botanischen Gärten kultivirten Pflanzen, deren Blüthen mit Leitungswasser bespritzt werden, gewöhnliches Leitungswasser der Grossstädte (speciell das Prager, Wiener, Berliner und Münchener städtische Leitungswasser) statt destillirtem Wasser, ohne jedoch auf eine Prüfung der Empfindlichkeit des Pollens gegenüber den in dem betreffenden Leitungswasser meist nur in ganz geringen Quantitäten enthaltenen Mineralsalzen etc. einzugehen, indem ich mich mit der Constatirung der im Laufe von 2—20 Stunden erfolgten Auskeimung, oder wenn keine Keimung erzielt

---

1) l. c., p. 4—5.

wurde, mit Feststellung der mehr oder weniger schädlichen Einwirkung des Wassers auf die Pollenkörner begnügte."

Es folgt dann noch an derselben Seite (5) folgende Note:

„Wie bereits bei den von Lidforss durchgeführten Pollenkulturen mit Jenenser Leitungswasser, so hat sich auch bei meinen mit Wiener und Münchener Leitungswasser gemachten Kulturen herausgestellt, dass der schädliche Einfluss des Wiener und Münchener Leitungswasser hauptsächlich von den in diesem Wasser enthaltenen Kalk und ähnlichen Mineralsalzen herrührt."

Wenn man bedenkt, dass in bestimmten Fällen 0,01 proc. Concentrationen eines Kalium- oder Calciumsalzes ausreichen, um nicht nur das Ausbleiben der Keimung, sondern das rasche Absterben eines in reinem (destillirtem Wasser) ausgezeichnet keimenden Pollens herbeizuführen, leuchtet sofort ein, dass die Resultate Hansgirg's, die an mit Leitungswasser ausgeführten Pollenkulturen gewonnen wurden, nicht zu vergleichen sind mit Ergebnissen, denen ausschliesslich Kulturen in destillirtem Wasser zu Grunde liegen. Merkwürdiger Weise heisst es auch auf der schon erwähnten Seite 5 in der Hansgirg'schen Arbeit:

„Durch weitere Untersuchungen wird noch festzustellen sein, ob der Pollen solcher Arten, von welchen der Verf. bei seinen Kulturen in Wiener, Münchener etc. Leitungswasser keine Keimung der Pollenkörner constatirte, in destillirtem Wasser keimt oder nicht keimt."

Das ist ja aber gerade, was constatirt werden sollte; denn nur das Verhalten des Pollens gegen reines Wasser (Regenwasser) hat in diesem Zusammenhange biologisches Interesse, da es bekanntlich dafür gesorgt ist, dass vom Himmel kein Leitungswasser herabfällt. Es mag ausdrücklich bemerkt werden, dass im speciellen Theile der Arbeit, wo über zahlreiche Kulturversuche berichtet wird, nur von „Wasser" gesprochen wird, ohne dass mit einem Worte angedeutet wird, ob damit Leitungswasser oder destillirtes Wasser gemeint ist.

Ebenso unzuverlässig erweisen sich bei näherer Prüfung die Angaben von Hansgirg über die geschützte resp. exponirte Lage der Sexualorgane. So wird in der ersten Mittheilung *Sparmannia africana* auf Seite 4 als eine Pflanze mit geschützten, auf Seite 5 als eine Pflanze mit exponirten Sexualorganen aufgeführt; wenn an einer anderen Stelle von Pflanzen wie *Primula Auricula*, *Chelidonium majus*, *Agapanthus umbellatus*, *Lobelia fulgens* und *syphi-*

litica, *Nicotiana rustica*, *Scrophularia vernalis*, *Aquilegia chrysantha* und *Skinneri*, *Paeonia lobata* und *tridentata* u. s. w. u. s. w. angegeben wird, dass sie gegen die atmosphärischen Niederschläge „gut geschützte" Sexualorgane besitzen, so geht daraus hervor, dass der Verfasser die betreffenden Pflanzen im Freien bei Regenwetter nicht beobachtet haben kann. Eine auf Einzelheiten eingehende Widerlegung der betreffenden Angaben kann aus den angegebenen Gründen hier nicht in Betracht kommen.

Auch bezüglich der Literatur, die doch auf diesem Gebiete nicht besonders reich ist, sind die Angaben Hansgirg's fehlerhaft. Die ersten Zeilen seiner vorläufigen Mittheilung lauten: „Die Widerstandsfähigkeit des Pollens gegen Nässe ist in neuerer Zeit besonders von Molisch und Bengt Lidforss studirt worden." — In der Arbeit von Molisch, deren grossen Werth ich bereitwilligst anerkenne, ist aber diese Frage gar nicht berührt worden; sogar das Wort Widerstandsfähigkeit bezw. Resistenzfähigkeit fehlt gänzlich in dieser Arbeit.

Capitel II.

Die Einwirkung der Luftfeuchtigkeit auf die Ausbildung des Pollens.

Es wurde im Vorigen schon wiederholt darauf hingewiesen, dass der Feuchtigkeitsgehalt der Luft in manchen Fällen einen bestimmten Einfluss auf die vitalen Eigenschaften des Pollens ausübt. Die Beobachtung, dass ein gegen Nässe normal widerstandsfähiger Pollen bei sehr trockenem Wetter seine Resistenzfähigkeit mehr oder weniger einbüsste, legte eine solche Vermuthung sehr nahe, wenn es auch in derartigen Fällen nicht ausgeschlossen erschien, dass die Erscheinung auf übermässiger Wärmezufuhr beruhen könnte. Für die Annahme einer Beeinflussung des Pollens durch den Feuchtigkeitsgehalt der Luft sprach nun auch die öfters beobachtete Thatsache, dass Pflanzen an feuchten oder schattigen Stellen meistens einen gegen Nässe resistenten Pollen besitzen, während umgekehrt bei xerophilen Pflanzen sich der Pollen gegen Nässe ziemlich empfindlich erwies.

Um in diesem Punkte auf's Reine zu kommen, wurde die Frage experimentell in Angriff genommen und Versuche angestellt, von denen einige hier mitgetheilt werden sollen.

Experimentelle Belege.

Die Versuche wurden meistens im Laboratorium ausgeführt und zwar in folgender Weise: Abgeschnittene Zweige, deren Blüthen noch nicht aufgegangen waren, wurden in schmale Gläser mit flachem Boden[1]) gestellt und das Ganze in ein grosses cylinderförmiges Gefäss von der Art, wie sie für Wasserkulturen verwendet werden, placirt. Es wurde dann Wasser eingegossen, bis die Wasserfläche gerade bis zu den Blüthen hinaufreichte, ohne jedoch diese zu berühren. Auf dem oberen Rande des grossen Gefässes ruhte eine Glasscheibe, durch deren Verschiebung eine grössere oder kleinere Oeffnung erzielt werden konnte. Durch diese einfache Vorrichtung war es möglich, die Feuchtigkeit der die Blüthenknospen umgebenden Luft innerhalb gewisser Grenzen zu reguliren.

Gleichzeitig wurden abgeschnittene Blüthenzweige, die sich in etwa demselben Entwickelungsstadium befanden, in mit Wasser gefüllte Gläschen placirt, und diese neben den grossen Gefässen, aber frei im Laboratorium aufgestellt. Das Ganze stand an einem Ostfenster in einem lichten, geräumigen Zimmer, wo die Luft während des Ganges der Experimente ziemlich trocken und selbstverständlich frei von schädlichen Beimengungen gehalten wurde.

Die Blüthen der frei im Laboratorium aufgestellten Sprosse gingen meistens früh Morgens auf, die Antheren öffneten sich rasch, worauf der Pollen geerntet und in dest. H_2O-Kulturen gebracht wurde. Die in dem grossen Gefässe befindlichen Blüthen gingen ebenfalls auf, allein wenn die Oeffnung des Gefässes durch die Glasscheibe vollständig verschlossen war, blieben die Antheren meistens geschlossen, und der Pollen ging allmählich zu Grunde. Bedeckte die Glasscheibe nur die Hälfte der Mündung des grossen Gefässes, so erfolgte regelmässig Oeffnung der Antheren, und es konnte in dieser Weise nach einigem Herumprobiren die Grösse der Oeffnung so gewählt werden, dass die Antheren bei einem submaximalen Feuchtigkeitsgehalt der Luft aufgingen. Der Pollen wurde dann in dest. H_2O gebracht, und die Kulturen mit den schon erwähnten verglichen.

In anderen Fällen wurden die Versuche in der Weise ausgeführt, dass in den auf der Wasserfläche eines Teiches schwimmenden *Nymphaea*-Blättern kleine Löcher gemacht wurden, durch

---

1) Etwa von der Form eines gewöhnlichen Messcylinders.

welche die abgeschnittenen Blüthenzweige derartig geschoben wurden, dass die aufgehenden Blüthen sich unmittelbar oberhalb der Wasserfläche befanden. Der Pollen dieser Blüthen wurde dann verglichen mit dem Pollen der „Mutterpflanzen“, welche meistens an relativ trockenen Orten des botanischen Gartens wuchsen.

Plantago maxima (nach 3 Stunden).

In trockener Luft:	In feuchter Luft:
30 % der Körner geplatzt, keine einzige Keimung.	Sporadische Platzungen, 70 bis 80 % der Körner haben schöne Schläuche getrieben.

Plantago media (nach 3 Stunden).

Die meisten Körner gestorben, zahlreiche Platzungen, keine Keimung.	Von den Körnern haben 90 % sehr schöne Schläuche getrieben, welche noch lebend sind.

Plantago lanceolata (nach 3 Stunden).

Fast alle Körner gestorben, keine einzige Keimung.	4—5 % Keimungen, viele Körner noch lebend.

Sorbus nigra (nach 2 Stunden).

30 % gekeimte Körner, die Mehrzahl gestorben.	50 % schöne Keimungen, die Mehrzahl der Körner (gekeimte und ungekeimte) noch lebend.

Carex binervis.

Sämmtliche Körner nach 2 Stunden gestorben, keine einzige Keimung.	Die meisten Körner nach 4 Stunden noch lebend, vereinzelte Keimungen.

Thalictrum aquilegiaefolium (nach 3 Stunden).

Keine Keimung.	Spärliche Keimung.

Gagea lutea (nach 3 Stunden).

Viele geplatzte Körner, keine einzige Keimung.	40—50 % gekeimte Körner, keine geplatzt.

Rosa pimpinellaefolia (nach 2 Stunden).

Strauch auf der Rabatte:	Am Teiche:
1 % gekeimte Körner.	6—7 % gekeimte Körner.

Aquilegia pulchella (geschützt).

Nach 2 Stunden alle Körner gestorben, keine einzige Keimung.	Körner durchgängig resistent, viele Keimungen.

Lilium croceum.

Körner resistent, die meisten Körner trieben Schläuche, deren Wachsthum aber nach einigen Stunden aufhörte.	Körner resistent, die meisten trieben Schläuche, deren Wachsthum noch nach 12 Stunden anhält, so dass sie die 4—5-fache Länge der Vergleichsschläuche erreichen.

Versuche mit analogen [illegible]aten wurden auch mit anderen Arten gemacht, beispielsweis[illegible] *Corylus Avellana*, *Salix alba*, *Crataegus Monogyna* u. s. w. In vereinzelten Fällen *(Poterium Sanguisorba)* konnte allerdings keine durch die Luftfeuchtigkeit hervorgerufene Veränderung des Pollens constatirt werden, ja in einem Falle, bei einer nicht näher bestimmten xerophilen *Allium*-Art schien die grössere Luftfeuchtigkeit sogar einen schädlichen Einfluss auf den Pollen auszuüben. Im Allgemeinen ergaben aber die Befunde unzweideutig eine erheblich grössere Resistenzfähigkeit bei dem in der feuchteren Atmosphäre ausgereiften Pollen.

In vollem Einklange mit den jetzt referirten experimentellen Befunden stehen auch einige

Beobachtungen im Freien.

Primula officinalis. Bei feuchter Witterung ist der Pollen sehr resistent und keimt ausgiebig in dest. H_2O; bei trockenem Wetter platzen viele Körner, Schläuche werden überhaupt nicht gebildet.

Menyanthes trifoliata. Der nach einigen sehr trockenen Maitagen gesammelte Pollen ging in dest. H_2O ohne Keimung zu Grunde; nach einigen Regentagen erwies sich aber der Pollen völlig resistent und trieb in dest. H_2O zahlreiche Schläuche (60 %).

Ajuga reptans. Bei feuchtem Wetter (im Mai) zeigte sich der Pollen ziemlich resistent und keimte ausgiebig in dest. H_2O; nach einigen trockenen Junitagen keimte kein einziges Korn.

Potentilla Tormentilla. Feuchter Standort bei Åre (Jemtland): Sehr schöne Keimung in dest. H_2O, keine einzige Platzung. Gleichzeitig an einem sehr trockenen Standorte (bei Åre) gesammelte Exemplare führten einen Pollen, der im dest. H_2O grösstentheils platzte und keine einzige Keimung aufwies.

An *Tofieldia borealis*, *Cornus suecica*, *Primula elatior* u. a. wurden ganz analoge Beobachtungen gemacht.

Die mitgetheilten Beobachtungen mögen genügen, um den Einfluss der Luftfeuchtigkeit auf die Ausbildung des Pollens darzuthun. Sie zeigen unzweideutig, dass die Widerstandsfähigkeit des Pollens gegen Nässe in vielen Fällen eine Eigenschaft ist, welche allerdings durch erbliche Anlagen innerhalb gewisser Grenzen fixirt ist, die aber doch in sehr erheblichem Grade von äusseren Factoren beeinflusst wird. Feuchte Luft erhöht die Widerstandsfähigkeit des Pollens, trockene Luft setzt sie herab, — das ist die Schlussfolgerung, die aus unseren Befunden gezogen werden kann.

Die Bedeutung dieser Thatsache wird natürlich nicht durch den Umstand vermindert, dass es Pflanzen giebt, deren Pollen nicht in merkbarer Weise von dem Wechsel der Luftfeuchtigkeit afficirt wird. Im Gegentheil wäre es ja schon von vornherein zu erwarten, dass neben Arten mit plastischem auch solche mit nichtplastischem Pollen existiren. Bekanntlich erfahren die Laubblätter vieler Pflanzen je nach den verschiedenen Lichtintensitäten bezw. Feuchtigkeitsgraden eine verschiedene innere Ausbildung, deren ökologische Bedeutung leicht verständlich ist; aber neben solchen Arten, die in dieser Beziehung einer weitgehenden Anpassung fähig sind, finden wir auch nichtplastische Arten, denen diese Fähigkeit völlig abgeht[1]. Ohne Zweifel wäre es von Interesse zu untersuchen, ob die Plasticität der Laubblätter auch von einer Plasticität der Pollenkörner begleitet wird.

---

1) **Stahl**, Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 16, p. 162—201.

Die ökologische Bedeutung dieser Plasticität des Pollens liegt ja auf der Hand, insofern es sich um eine Erhöhung der Widerstandsfähigkeit handelt. Dass bei feuchtem Wetter, wo auf einen heiteren Sonnenblick bald ein plötzlicher Regenguss erfolgt, ein gegen Nässe möglichst widerstandsfähiger Pollen erzeugt wird, ist natürlich für Pflanzen mit ungeschützten Sexualorganen von grösster Wichtigkeit. Wir stehen hier wiederum vor einer Aeusserung jener wunderbaren Selbstregulation, welche den pflanzlichen Organismen eigen ist und sich besonders schön in der verschiedenen Ausbildung der Laubblätter manifestirt.

Auch die bei trockener Witterung eintretende Verminderung der Widerstandsfähigkeit entpuppt sich bei näherer Betrachtung als eine physiologische Correlationserscheinung zu gewissen, in dem betreffenden Momente vortheilhaften Eigenschaften. Bringt man Pollenkörner, die sich in trockener Luft ausgebildet haben, in reines Wasser, so sieht man, wie sie viel schneller aufquellen, d. h. das Wasser mit grösserer Energie aufnehmen als in feuchter Atmosphäre entwickelte Pollenkörner. Diese Fähigkeit der energischen Wasseraufnahme ist natürlich von besonderem Werth, wenn die Körner bei trockenem Wetter auf eine in die Luft hinausragende Narbe gelangen; denn in diesem Falle ist nicht nur die Luft ärmer an Wassergas, sondern auch ein eventuell vorhandenes Narbensecret durch die Verdunstung concentrirter wie bei feuchtem Wetter. Die keimenden Pollenkörner haben also, um die für das Wachsthum nöthigen Wassermengen zu erreichen, mit erheblich grösseren Schwierigkeiten zu kämpfen, als die bei feuchtem Wetter keimenden Körner. Unter solchen Umständen ist die Fähigkeit der energischen Wasseraufnahme besonders vortheilhaft; auch in diesem Falle kann man also mit einem treffenden Ausdruck von Areschoug[1]) behaupten, dass die Trockenheit „ihr eigenes Correctiv hervorbringt".

Ueber die causal-physiologischen Factoren, welche die Differenzen der Widerstandsfähigkeit des Pollens bedingen, lässt sich zur Zeit nichts Bestimmtes sagen[2]). Aller Wahrscheinlichkeit nach handelt es sich in diesem Falle um Veränderungen in den

1) Der Einfluss des Klimas auf die innere Organisation der Pflanzen. Engler's Jahrb. 1881.

2) Vergl.: Zur Biologie des Pollens, p. 30 ff.

vitalen Eigenschaften des Pollens, die sich zur Zeit nicht näher kennzeichnen lassen.

Indessen mag in diesem Zusammenhange auf eine Erscheinung hingewiesen werden, welche mit den jetzt geschilderten Verhältnissen eine gewisse Analogie aufzeigt. Die auf der Narbe keimenden Pollenkörner können ja gewissermassen als wasserabsorbirende Organe aufgefasst werden, und es ist nun interessant zu sehen, dass die Wurzelhaare, welche ja wasserabsorbirende Organe par préference darstellen, in analoger Weise von der Luftfeuchtigkeit beeinflusst werden. In einer interessanten Arbeit von Zacharias „Ueber das Wachsthum der Zellhaut bei Wurzelhaaren“ [1]) berichtet dieser Forscher folgendermassen:

„Samen von *Lepidium* wurden angeklebt an die mit feuchtem Fliesspapier bekleideten Seitenwände einer sodann oben mit einer Glasplatte verschlossenen Krystallisirschale, deren Boden mit Wasser bedeckt war. — Es wurden dann die Keimlinge zu den im Folgenden mitzutheilenden Versuchen meist in sehr jugendlichem Stadium verwendet. An derartigen Keimlingen pflegen sämmtliche vorhandene Wurzelhaare ein vollkommen gesundes, kräftiges Aussehen zu zeigen.

Gelangen Keimlinge, welche sich in der Nähe des oberen Randes der Krystallisirschale entwickelt haben, in Leitungswasser, so platzen alsbald alle Wurzelhaare oder doch die meisten, während nur wenige oder gar keine Haare zu platzen pflegen, wenn solche Keimlinge in Wasser eingelegt werden, die sich im unteren Theile der Schale dicht über der den Boden bedeckenden Wasserschicht entwickelt haben, ohne jedoch diese zu berühren.“

Die Ursache des verschiedenen Verhaltens der Wurzelhaare kann in diesem Falle nur darin gesucht werden, dass diejenigen Wurzelhaare, die sich dicht über der Wasserfläche entwickelt, sich in einer feuchteren Atmosphäre befunden haben wie die anderen. Die Analogie zwischen Wurzelhaaren und Pollenkörnern bezw. Pollenschläuchen springt ja sofort in die Augen. Vielleicht wären gerade die Wurzelhaare ein günstiges Object, um die betreffenden Erscheinungen einigermassen causal-mechanisch aufzuklären.

---

1) Flora 1891, p. 466.

Capitel III.

Welche Pflanzen besitzen einen gegen Nässe widerstandsfähigen Pollen?

In der schon erwähnten Arbeit über die Biologie des Pollens suchte ich zu zeigen, dass eine den atmosphärischen Niederschlägen exponirte Lage der Sexualorgane meistens einen gegen Nässe widerstandsfähigen Pollen bedingt[1]). Allerdings fanden sich von dieser allgemeinen Regel bemerkenswerthe Ausnahmen, aber im Grossen und Ganzen konnte doch ein unverkennbarer Parallelismus zwischen Nichtgeschütztsein und Widerstandsfähigkeit constatirt werden. Pflanzen mit ungeschützten Sexualorganen und widerstandsfähigem Pollen fanden sich besonders unter den Papaveraceen, Nymphaeaceen, Aesculineen, Crassulaceen, Lobeliaceen, Liliaceen u. s. w., während bei den geschützten Arten der Scrophulariaceen, Solanaceen, Fumariaceen u. s. w. ein gegen Nässe sehr empfindlicher Pollen vorgefunden wurde.

Von der Annahme ausgehend, dass die ersten pollenbildenden Pflanzen gegen Regen ungeschützte Sexualorgane gehabt haben, sprach ich dann die Vermuthung aus, dass die Empfindlichkeit des Pollens gegen Nässe eine phylogenetisch spätere Erscheinung sei, die sich erst dort entwickelt habe, wo der Pollen durch die Form- und Stellungsverhältnisse der Blüthen den atmosphärischen Niederschlägen entzogen wurde. Das Bestreben der Pollenkörner, für die Keimung beträchtliche Wasserquantitäten aus der Atmosphäre (oder aus dem Narbensecrete) aufzunehmen, sowie die Dünnheit der wachsenden Pollenschlauchmembran sind Umstände, welche geeignet sind, ein Zerplatzen der Pollenkörner bei Befeuchtung hervorzurufen. Während nun der Wettkampf der einzelnen Pollenschläuche um die Eizelle darauf gerichtet ist, schnell wachsende und chemotropisch empfindliche Pollenkörner heranzuzüchten, werden bei den ungeschützten Formen die atmosphärischen Niederschläge bewirken, dass die leicht platzenden Körner eliminirt werden, und die Zukunft gehört denjenigen Pollenzellen, die, ohne von Wasser beschädigt zu werden, die grösste Wachsthumsenergie, die grösste chemotropische Empfindlichkeit u. s. w. besitzen. Bei den geschützten Formen dagegen werden die gegen die Eizelle am

1) l. c. p. 11.

ınellsten wachsenden Schläuche den Sieg davontragen, gleich-
ltig, ob sie ihre grössere Wachsthumsenergie durch gesteigerte
ıpfindlichkeit gegen Wasser erkaufen müssen oder nicht, und
ngemäss finden wir bei diesen Pflanzen im Allgemeinen gegen
.sse empfindliche Pollenkörner.

Nach dieser Auffassung ist also bei den ungeschützten Formen
: Widerstandsfähigkeit gegen atmosphärische Niederschläge eine
rch Selection gesteigerte Eigenschaft des Pollens. Das Platzen
Wasser bezw. das Beschädigtwerden bei Befeuchtung ist bei
n geschützten Arten (und auch bei den ungeschützten Formen
t empfindlichem Pollen) eine Begleiterscheinung der Fähigkeit
r energischen Wasseraufnahme, welch' letztere durch den Wett-
mpf der Pollenschläuche unter sich, also gewissermassen durch
ıe Art Intraselection[1]) (im Weismann'schen Sinne) heran-
züchtet ist.

Neben diesen durch Selection gesteigerten und innerhalb ge-
sser Grenzen fixirten Eigenschaften der Pollenkörner existirt nun
ıch eine directe Beeinflussung des Pollens durch äussere Factoren.
ı dem Feuchtigkeitsgehalte der Luft haben wir einen solchen
actor kennen gelernt, der auf die Ausbildung des Pollens einen
irecten Einfluss ausübt. Dieser Einfluss bringt sicherlich nicht
ıur individuelle Variationen hervor, sondern bedingt zweifelsohne
bis zu einem gewissen Grade den Charakter des Pollens bei den
klimatischen bezw. edaphischen Formationen[2]). Selbstverständlich
ist es in diesen wie in analogen Fällen sehr schwer, wenn nicht
unmöglich, zu entscheiden, was durch Zuchtwahl und was durch
directe Einwirkung der Luftfeuchtigkeit entstanden ist; auch auf
diesem Gebiete dürfte dasselbe gelten, was Schimper bezüglich
der Wasserpflanzen hervorhebt[3]), dass nämlich beide Gruppen von
Einflüssen, die directen und die indirecten, nebeneinander wirksam
gewesen sind.

Die atmosphärischen Niederschläge, welche bei den un-
geschützten Formen die nicht resistenten Pollenkörner eliminiren,
und eine an Wasserdampf reiche Luft üben also eine analoge
Wirkung aus, indem beide Factoren einen widerstandsfähigen Pollen

1) Vergl. Weismann, Aeussere Einflüsse als Entwickelungsreize (1894), p. 6 f.

2) Ueber edaphische Formationen siehe Schimper, Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage (1898), p. 5.

3) l. c., p. 27.

hervorbringen. Nur spielt sich der eine Process phylogenetisch, der andere sozusagen ontogenetisch ab. Mit einem gewissen Grade von Berechtigung könnte man auch hier behaupten, dass es die chemische Identität des Wassers im flüssigen und gasförmigen Zustande ist, die sich in dieser Analogie der Wirkungen geltend macht[1]).

Die directe Beeinflussung des Pollens von Seiten der Luftfeuchtigkeit bewirkt nun, dass die Beziehungen zwischen Pollenschutz und Widerstandsfähigkeit etwas complicirter werden, als sie beim ersten Blicke erscheinen könnten. Bei Pflanzen, die in sehr feuchter Atmosphäre wachsen, sind nämlich die Pollenkörner meistens gegen Nässe resistent, und zwar gleichgültig, ob die Sexualorgane dem Regen exponirt sind oder nicht. Bei Gewächsen, die in trockener Luft resp. an trockenen Standorten gedeihen, findet dagegen das Umgekehrte statt. Bei solchen Pflanzen haben die Pollenkörner öfters ihre in diesem Falle nothwendige Fähigkeit der energischen Wasseraufnahme durch herabgesetzte Widerstandsfähigkeit gegen Nässe erkauft, d. h. bei den xerophilen Pflanzen findet man oft auch bei ungeschützten Formen einen gegen Nässe empfindlichen Pollen[2]). Am reinsten kommt der Parallelismus zwischen Nichtgeschütztsein und Widerstandsfähigkeit (und vice versa) bei denjenigen Pflanzen zum Ausdruck, welche Standorte mittlerer Feuchtigkeit bewohnen.

In welcher Weise die jetzt abgehandelten Factoren sich durchkreuzen bezw. zusammenwirken, geht aus der folgenden Darstellung hervor. Im Allgemeinen haben die im Folgenden gemachten Angaben nur Giltigkeit für die kalt-temperirten Zonen; doch werden auch aus südlicheren Gegenden einige Pflanzen berücksichtigt, die, wie es z. B. öfters bei den Gesneraceen der Fall ist, in unseren Gewächshäusern ein annähernd normales Gedeihen haben.

Unter den Sympetalen besitzen die Gesneraceen fast durchgängig einen widerstandsfähigen Pollen, und zwar auch diejenigen Arten, deren Sexualorgane gegen Regen geschützt sind (*Columnea*,

1) Vergl. Schimper, l. c., p. 26.

2) Diese Verhältnisse werden im Folgenden eingehend besprochen.

Isoloma, Streptocarpus, Gesnera u. s. w.). Thatsächlich haben wir also in den Gesneraceen eine Ausnahme von dem Parallelismus zwischen Regenschutz der Sexualorgane und Empfindlichkeit des Pollens, allein diese Ausnahme erklärt sich leicht, wenn man bedenkt, dass die Gesneraceen vorwiegend die feuchten Tropenwälder bewohnen, wo bekanntlich der Dampfgehalt der Luft ein überaus grosser ist.

Eine Analogie zu den Gesneraceen bilden die alpinen Ericineen. In der regio alpina müssen, wie Kerner hervorhebt[1]), „die Gewächse, während sie blühen, täglich auf einen Regen gefasst sein. Zudem triefen dort alle Pflanzen am frischen Morgen von Thau, und auch im Laufe des Tages hängen sich bei dem Vorüberziehen der Nebel Wassertröpfchen an Laub und Blüthen an." Die alpinen Ericineen besitzen — wenigstens in Skandinavien —, gleichgültig, ob ihre Sexualorgane exponirt (*Azalea procumbens*) oder geschützt sind (*Myrtillus nigra, Phyllodoce caerulea, Andromeda hypnoides, A. polifolia* u. s. w.) einen gegen Nässe völlig resistenten Pollen. Offenbar übt ein hoher Feuchtigkeitsgrad der Atmosphäre in der regio alpina dieselbe Wirkung aus wie in den Tropen.

Bei den Labiaten, welche meistens offene, trockene Standorte der warm- und kalttemperirten Zonen bevorzugen, ist der Pollen bei den geschützten Formen immer gegen Nässe sehr empfindlich. Die ungeschützten Formen verhalten sich dagegen je nach dem Standorte etwas verschieden. Als Beispiel der einen Extreme kann *Ajuga reptans* gelten. Diese Pflanze ist bekanntlich von niedrigem Wuchs und kommt meistens an feuchten, mit Gras bewachsenen Standorten vor. Die Blüthen, deren Sexualorgane ungeschützt sind, befinden sich normal in einer dampfreichen Atmosphäre, und der Pollen ist demgemäss gegen Nässe ziemlich resistent. Das andere Extrem wird z. B. repräsentirt von *Origanum vulgare*, welches ebenfalls ungeschützte Sexualorgane besitzt, aber an trockenen Standorten gedeiht. Der Pollen dieser Pflanze geht in Wasser schnell zu Grunde. Zwischen diesen beiden Extremen finden sich allerlei Uebergänge, doch kann als allgemeine Regel festgestellt werden, dass die Labiaten eine bestimmte Neigung zur Ausbildung eines empfindlichen Pollens besitzen.

Recht deutlich ausgesprochen ist der Parallelismus zwischen

1) Pflanzenleben, II. Aufl., Bd. 2, p. 96.

[illegible] Die [illegible] *Pinguicula*, [illegible] in dem H_2O [illegible] ist [illegible] der [illegible] Eine [illegible] *Primula*- [illegible] die Narbe [illegible]

[illegible] im Allgemeinen weder besonders [illegible], ist der [illegible]. [illegible] z. B. der Pollen [illegible] die Sexualorgane bei [illegible] bei ver- [illegible]. Zwischen- [illegible] dargestellt. Be- [illegible] *Primula* *androsace* [illegible] Pollen, anderer- [illegible] Sexualorgane sich in einer [illegible] sehr widerstands- [illegible]

[illegible] Pollenkörner der geschützten [illegible] empfindlich gegen [illegible] Formen [illegible] *Pulmonaria*) [illegible]

[illegible] vorwiegend Formen, die an feuchten [illegible] Sexualorgane meistens exponirt [illegible] sind. Der Pollen ist im Allgemeinen [illegible] die Resistenz [illegible] bei trockenem [illegible]

Unter den [illegible], die im Allgemeinen trockene Stand- [illegible] vorwiegend Formen mit exponirten oder [illegible] Sexualorganen und sehr widerstandsfähigem Pollen [illegible] und anderen *Primula*-Arten, *Anagallis*, [illegible]. Geschützte Sexualorgane [illegible] Pollen z. B. bei *Primula corthusoides* und *P.* [illegible]

Vorwiegend geschützte Formen mit sehr empfindlichem Pollen finden sich unter den [illegible] (*Pinguicula alpina* und



P. vulgaris) sowie bei den Apocynaceen *(Amsonia, Lochnera)* und den Polemoniaceen *(Polemonium coeruleum, Phlox divaricata)*.

Unter den Campanulaceen besitzen die ungeschützten *Campanula-* und *Phyteuma-*Arten einen sehr widerstandsfähigen, die geschützten *Campanula-* und *Codonopsis-*Arten einen ziemlich empfindlichen Pollen. — Die ungeschützten Lobeliaceen führen alle einen sehr widerstandsfähigen Pollen *(Lobelia, Siphocampylos, Tupa)*.

Die Sambucineen, deren Sexualorgane fast durchgängig ungeschützt sind, führen meistens einen sehr widerstandsfähigen Pollen *(Sambucus, Viburnum)*. Letzteres gilt auch von den Cinchonaceen, deren Sexualorgane exponirt oder schlecht geschützt sind, und welche vorwiegend die feuchten Tropenwälder bewohnen *(Penthas, Hamelia, Rondeletia)*.

Bei den nahe verwandten Galiaceen, die in den kalttemperirten Zonen wenigstens theilweise an trockene Standorte gebunden sind *(Galium verum, G. Mollugo, G. boreale* u. s. w.), sind die Pollenkörner empfindlich gegen Nässe, obgleich die Sexualorgane dem Regen exponirt sind. Auch bei der in feuchten Buchenwäldern wachsenden *Asperula odorata* scheint der Pollen wenig resistenzfähig zu sein[1]).

Wie die Galiaceen verhalten sich auch die Valerianaceen und ganz besonders die Plumbaginaceen, welch' letztere bekanntlich fast ausschliesslich an trockene Standorte gebunden sind. Obgleich die Sexualorgane der *Statice-, Armeria-* und *Plumbago*-arten fast immer ungeschützt sind, ist der Pollen doch sehr empfindlich gegen Nässe.

Von den Compositen, deren Sexualorgane meistens exponirt oder schlecht geschützt sind, besitzen die an feuchten, schattigen Orten wachsenden Arten (z. B. *Petasites alba*) einen relativ resistenzfähigen Pollen. Bei den meisten Compositen ist aber der Blüthenstaub ziemlich empfindlich gegen Nässe.

Unter den Choripetalen besitzen auffallender Weise die Umbelliferen eine bestimmte Neigung zur Ausbildung eines empfindlichen Pollens, obgleich bei den meisten Arten dieser Familie die

---

1) Die untersuchten Exemplare stammen aus dem botanischen Garten zu Lund, wo die Pflanze nicht besonders gut gedeiht; möglich, dass aus feuchten Buchenwäldern stammende Exemplare ein anderes Verhalten zeigen.

Sexualorgane ungeschützt sind. Der Einfluss der Luftfeuchtigkeit macht sich indessen auch hier deutlich geltend, indem die an feuchten Orten resp. im Wasser wachsenden Arten einen relativ widerstandsfähigen Pollen führen (*Helosciadium inundatum* u. s. w.). Die meisten Umbelliferen von trockenen oder mässig feuchten Standorten besitzen aber einen in Wasser rasch zu Grunde gehenden Pollen. — Bei den ungeschützten Cornaceen (*Cornus mas, sanguinea, suecica*) ist der Pollen ziemlich widerstandsfähig, ebenso bei den ungeschützten Araliaceen.

Unter den Onagrariaceen ist der Parallelismus zwischen Schutz und Empfindlichkeit des Pollens deutlich ausgesprochen bei der Gattung *Fuchsia*. Die *Fuchsia*-Arten mit abwärts gerichteten Blüthen (*F. coccinea, globosa* u. s. w.) besitzen geschützte Sexualorgane und sehr empfindliche Pollenkörner; ziemlich resistent ist dagegen der Pollen bei *Fuchsia procumbens*, deren Sexualorgane in den aufrechten, becherförmigen Blüthen völlig ungeschützt sind. Sehr empfindlich sind die Pollenkörner der untersuchten *Epilobium*-Arten, deren Sexualorgane meistens geschützt sind (*E. origanifolium, alsinefolium, palustre* u. s. w.), aber auch gelegentlich (*E. angustifolium*) exponirt.

Von den übrigen Myrtifloren sind die den feuchten Tropenwäldern angehörigen Melastomaceen (*Centradenia, Medinilla*), so weit sie untersucht wurden, durch exponirte Sexualorgane und völlig widerstandsfähige Pollenkörner ausgezeichnet. Dasselbe gilt von den untersuchten Myrtaceen (*Myrtus communis*), die doch nur im kultivirten Zustande geprüft wurden. Von den Halorágidaceen besitzt die einzige untersuchte Art, das submers vegetirende *Myriophyllum spicatum* (mit ungeschützten Sexualorganen) einen sehr widerstandsfähigen Pollen.

Unter den Rosifloren sind die Drupaceen (*Prunus, Amygdalus*) alle durch einen resistenten Pollen ausgezeichnet; ihre Sexualorgane sind durchgängig ungeschützt. An die Drupaceen schliessen sich die Pomaceen, von denen sämmtliche untersuchte *Pyrus*-, *Sorbus*- und *Crataegus*-Arten gänzlich ungeschützte Sexualorgane und sehr widerstandsfähige Pollenkörner besitzen. Empfindlich gegen Nässe ist der Pollen von *Cotoneaster vulgaris*, deren Sexualorgane geschützt sind.

Von den Rosaceen haben die *Spiraea*-, *Kerria*- und *Rhodotypus*-Arten alle ungeschützte Sexualorgane und widerstandsfähigen Pollen. Unter den Potentillen finden sich sowohl Arten mit

exponirten Sexualorganen und widerstandsfähigem Pollen *(P. maculata, P. Tormentilla)*, wie auch Arten mit geschützten Geschlechtsorganen und empfindlichem Pollen *(P. atrosanguinea)*. Von den *Rubus*-Arten besitzen die geschützten *R. idaeus* und *R. strigosus* einen sehr empfindlichen Pollen, bei den ungeschützten Arten *(R. plicatus, thyrsanthus, villicaulis, Koehleri* u. s. w.) ist der Pollen meistens sehr resistent[1]), was auch bei den untersuchten (ungeschützten) *Rosa*-Arten der Fall ist. — Exponirte Sexualorgane und gegen Nässe empfindliche Pollenkörner finden sich bei *Agrimonia Eupatoria, Poterium Sanguisorba* und *Sibbaldia procumbens* — Arten, die alle an trockenen Standorten vorkommen.

Die Saxifragineen besitzen fast alle ungeschützte Sexualorgane und sehr widerstandsfähige Pollenkörner *(Sedum, Sempervivum, Rhodiola, Umbilicus, Rockea, Jamesia, Saxifraga, Ribes, Hydrangea, Philadelphus)*.

Auch die Frangulineen *(Ilex, Evonymus)* führen meistens ungeschützte Sexualorgane und widerstandsfähigen Blüthenstaub.

Bei den Gruinales sind die Sexualorgane meistens ziemlich gut geschützt und der Pollen gegen Nässe sehr empfindlich *(Geranium, Erodium, Oxalis, Linum, Impatiens, Polygala)*.

In Bezug auf die zahlreichen Euphorbiaceen stehen mir zur Zeit nur eine geringe Anzahl Beobachtungen zu Gebote. Exponirte Sexualorgane und völlig resistente Pollenkörner finden sich bei *Mercurialis perennis* und *M. annua*, ferner bei *Homalanthus*, etwas weniger widerstandsfähig erwies sich der Pollen von den ebenfalls ungeschützten *Ricinus communis* und *Xylophyllum*.

Unter den Cistiflorae sind die Ternströmiaceen *(Camellia japonica, Clettera alnifolia)* sowie die Hypericaceen *(Hypericum)* durch ungeschützte Blüthen mit sehr widerstandsfähigem Pollen ausgezeichnet. Die niedrigwüchsigen, an feuchten oder schattigen Orten wachsenden *Viola*-Arten *(V. biflora, V. odorata, V. silvatica)* besitzen einen ziemlich widerstandsfähigen Pollen, obwohl ihre Sexualorgane geschützt sind. Gegen Nässe empfindlich sind die Pollenkörner der an offenen, trockenen Localitäten vorkommenden *Helianthemum*-Arten, deren Sexualorgane ziemlich gut geschützt sind.

Unter den Rhoeadineen kommt der in Frage stehende Parallelismus deutlich zum Ausdruck bei den Papaveraceen, von denen

---

1) Ziemlich empfindlich ist der Pollen bei *Rubus caesius* und bei manchen Corylifolii, die im Folgenden näher besprochen werden.

z. B. die *Papaver-*, *Glaucium-* und *Chelidonium*-Arten ungeschützte Sexualorgane und widerstandsfähigen Pollen besitzen, während die geschützten *Eschscholtzia*-Arten einen empfindlichen Pollen führen. Auch die ungeschützten *Reseda*-Arten zeichnen sich durch bedeutende Widerstandsfähigkeit des Pollens aus, während die gut geschützten Fumariaceen einen in Wasser explosiv platzenden Pollen besitzen. Ueber die Cruciferen kann ich keine allgemeinen Angaben machen, da die Anzahl der untersuchten Arten noch zu gering ist. Die Capparidaceen mit ihren stark exponirten Sexualorganen führen, so weit meine Untersuchungen reichen, einen widerstandsfähigen Pollen.

Unter den Polycarpicae besitzen die Berberidaceen (*Berberis*-Arten) ziemlich geschützte oder (*Mahonia*) ungeschützte Sexualorgane, aber einen widerstandsfähigen Pollen, die Nymphaeaceen (*Nymphaea alba*, *Nuphar luteum*) ungeschützte Sexualorgane und widerstandsfähigen Pollen. Von den Ranunculaceen zeichnen sich die meisten ungeschützten *Ranunculus*-Arten durch resistente Pollenkörner aus, doch ist die Widerstandsfähigkeit am grössten bei den an feuchten Orten bezw. submers vegetirenden Formen (*R. sceleratus*, *reptans*, *Batrachium*). Sehr resistent sind ebenfalls die Pollenkörner von den ungeschützten *Paeonia-*, *Caltha-*, *Trollius-*, *Thalictrum-* und *Anemone*-Arten. Von den *Aquilegia*-Arten führen die mit geschützten Sexualorganen (*A. pulchella* u. s. w.) einen empfindlichen, die ungeschützten Arten einen völlig resistenten Pollen (*A. chrysantha*, *leptoceras*, *Skinneri*). Aehnliches gilt von den *Clematis-* und *Atragene*-Arten (*C. recta*, exponirt und widerstandsfähig, *C. cylindrica* und *Atragene alpina* geschützt und empfindlich).

Die Chenopodiaceen und die Amarantaceen haben, soweit meine Beobachtungen reichen, ungeschützte Sexualorgane und widerstandsfähige Pollenkörner. Auch die ungeschützten Arten der **Silenaceen und Alsinaceen besitzen, und zwar besonders wenn** sie an schattigen Stellen wachsen, einen ziemlich widerstandsfähigen Blüthenstaub. Vermuthlich ist bei den xerophilen Curvembryeen der Pollen empfindlich, auch wenn die Sexualorgane ungeschützt sind, doch fehlt es mir hier an Beobachtungen.

Unter den Polygoninae sind die nackt-blüthigen *Peperomia*-Arten, die ausschliesslich den feuchten Tropenwäldern angehören, durch den Besitz eines widerstandsfähigen Pollens ausgezeichnet. Aehnliches gilt von den windblüthigen (ungeschützten) Polygoneen

(Rumex, Emex, Oxyria), während bei den geschützten *Polygonum*-Arten der Pollen ziemlich empfindlich ist.

Sehr widerstandsfähig sind die Pollenkörner bei den meisten Urticineen *(Urtica, Cannabis, Humulus, Ulmus)*, welche bekanntlich windblüthig sind und demnach völlig ungeschützte Sexualorgane führen.

Unter den Amentaceen zeichnen sich besonders die durchweg ungeschützten und meistens an feuchten Orten wachsenden *Salix*-Arten durch hohe Resistenzfähigkeit des Pollens aus. Auch die ungeschützten *Populus*-, *Betula*-, *Alnus*-, *Corylus*-, *Castanea*- und *Quercus*-Arten besitzen im Allgemeinen widerstandsfähige Pollenkörner, wenn auch die Resistenzfähigkeit nicht so gross ist wie bei den *Salix*-Arten.

Bei den entomophilen Monokotyledonen kommt der Parallelismus zwischen Nichtgeschütztsein und Widerstandsfähigkeit meistens sehr deutlich zum Ausdruck.

Von den Iridaceen besitzen die *Iris*-Arten mit gut geschützten Sexualorganen durchgängig einen gegen Nässe sehr empfindlichen Pollen. Aehnliches gilt von den *Crocus*-Arten, deren Sexualorgane durch die rasch eintretenden Schliessbewegungen der Perigonblätter ziemlich gut geschützt sind. Exponirt sind dagegen die Sexualorgane der *Sisyrynchium*-Arten, welche auch einen widerstandsfähigen Pollen führen.

Bei den Amaryllideen und Convallariaceen ist der öfters erwähnte Parallelismus ebenfalls sehr deutlich ausgesprochen. Unter den Amaryllideen besitzen die ungeschützten *Imanthophyllum*-, *Vallota*- und *Narcissus*-Arten, unter den Convallariaceen die ungeschützten *Smilacina*- und *Paris*-Arten einen völlig widerstandsfähigen Pollen. Ziemlich oder sogar sehr empfindlich ist der Pollen bei den geschützten *Convallaria*- und *Leucojum*-Arten.

Auch die Liliaceen bieten hübsche Beispiele des erwähnten Parallelismus dar. Die exponirten oder schlecht geschützten *Agapanthus*-, *Lilium*-, *Gagea*- und *Tulipa*-Arten besitzen alle einen sehr widerstandsfähigen Pollen, während die geschützten *Hyacinthus*-, *Ornithogalum*- und *Muscari*-Arten sehr empfindliche Pollenkörner ausbilden. Von den *Allium*-Arten zeichnet sich das an feuchten, schattigen Orten wachsende *Allium ursinum* durch hohe Resistenz des Pollens aus, dagegen ist die Widerstandsfähigkeit der xerophilen *Allium*-Arten bedeutend geringer. — Exponirte Sexual-

organe und gegen Nässe sehr empfindliche Pollenkörner besitze schliesslich einige aus dem trockenen Mittelmeergebiete stammend Liliaceen (*Asphodelus albus, A. tauricus; Eremurus spectabilis*).

Von den Melanthaceen besitzen die meisten Arten unge schützte Sexualorgane und sehr resistente Pollenkörner (*Merendera Bulbocodium, Zygadenus, Colchicum, Narthecium, Tofieldia*).

Die Gramineen, welche als anemophile Pflanzen durchgängi ungeschützte Sexualorgane besitzen, führen einen gegen Nässe mei stens ziemlich empfindlichen Pollen, der bei den xerophilen Arte fast augenblicklich, bei den hygrophilen bedeutend langsamer i Wasser zu Grunde geht.

An die Gramineen schliessen sich die Cyperaceen, obwoh der Pollen hier öfters bedeutend resistenzfähiger ist und besonder bei den hygrophilen Formen in Wasser Stunden lang unbeschädig bleibt. Letzteres gilt auch von den untersuchten Juncaceen.

In Bezug auf die Helobieen stehen mir nur ganz vereinzelte Beobachtungen zu Gebote; bei den untersuchten Arten (*Aponoge ton distachyum, Potamogeton crispus* und *praelongus*) erwies sich der Pollen völlig resistent. — Auch bezüglich der Orchideen fehlt es mir an Beobachtungen; *Listera ovata* (aus feuchten Buchen-wäldern), deren Sexualorgane jedenfalls nicht gut geschützt sind führt einen resistenten, in dest. H_2O ausgiebig keimenden Pollen

Ueberblicken wir die jetzt geschilderten Verhältnisse, so stellt es sich heraus, dass ein Parallelismus zwischen Nichtgeschütztsein und Widerstandsfähigkeit des Pollens in der überwiegenden Mehr-zahl der untersuchten Fälle thatsächlich existirt. Am deutlichsten tritt vielleicht die Sachlage beim Durchblicken der untenstehenden Tabelle hervor, wo diejenigen Familien, deren sämmtliche oder doch meisten Repräsentanten der betreffenden Kategorie angehören, durch gesperrten Druck hervorgehoben sind, während ein gewöhn-licher Druck besagt, dass die Repräsentanten der Familie sich mehr oder weniger gleichmässig auf mehrere Kategorien vertheilen.

Sexualorgane ungeschützt, Pollen widerstandsfähig.

Sambucineae,	Gentianaceae,	Plantaginaceae,
Cinchonaceae,	Scrophulariaceae,	Diapensiaceae,
Campanulaceae,	Boraginaceae,	Ericaceae,
Lobeliaceae,	Primulaceae,	Araliaceae,

Cornaceae,
Haloragidaceae,
Onagrariaceae,
Myrtaceae,
Melastomaceae,
Lythraceae,
Loasaceae,
Pomaceae,
Drupaceae,
Rosaceae,
Datiscaceae,
Francoaceae,
Hydrangeaceae,
Ribesiaceae,
Saxifragaceae,
Aquifoliaceae,
Ampelidaceae,
Celastraceae,
Sapindaceae,
Ternströmiaceae,
Zygophylleae,
Rutaceae,
Euphorbiaceae,
Droseraceae (Parnassia),
Nymphaeaceae,
Ranunculaceae,
Caryophylleae,
Polygonaceae,
Piperaceae,
Amaranthaceae,
Chenopodiaceae,
Cannabineae,
Urticaceae,
Ulmaceae,
Cupuliferae,
Corylaceae,
Betulaceae,
Salicaceae,
Amaryllidaceae,
Convallariaceae,
Liliaceae,
Melanthaceae,
Cyperaceae,
Juncaceae,
Typhaceae,
Helobieae.

Sexualorgane geschützt, Pollen empfindlich.

Apocynaceae,
Lentibularieae,
Scrophulariaceae,
Labiatae,
Acanthaceae,
Boraginaceae,
Polemoniaceae,
Primulaceae,
Onagrariaceae,
Pomaceae,
Rosaceae,
Polygalaceae,
Balsaminaceae,
Geraniaceae,
Oxalidaceae,
Tiliaceae,
Ranunculaceae,
Papilionaceae,
Polygonaceae,
Iridaceae,
Amaryllidaceae,
Convallariaceae,
Liliaceae.

Sexualorgane ungeschützt, Pollen empfindlich.

Compositae,
Dipsaceae,
Galiaceae,
Valerianaceae,
Labiatae,
Acanthaceae,
Plumbaginaceae,
Solanaceae,
Umbelliferae,
Aceraceae,
Onagrariaceae,
Rosaceae,
Liliaceae,
Gramineae,
Cyperaceae,
(Campanulaceae?).

Sexualorgane geschützt, Pollen widerstandsfähig.

Gesneraceae,
Solanaceae (Nicot. affinis)
Ericaceae,
Violaceae,
Berberideae,
Papilionaceae.

Aus der Tabelle ist ersichtlich, dass die weitaus grösste Grupp von solchen Pflanzen gebildet wird, welche ungeschützte Sexual organe und widerstandsfähigen Pollen besitzen: diese vertheilen sic auf 55 von den etwa 80 untersuchten Familien und sind auch i Bezug auf die Anzahl der Arten durchaus dominirend. Die nächs grösste Gruppe umfasst Pflanzen mit geschützten Sexualorgane und empfindlichen Pollen; diese Gruppe beherbergt Repräsentante aus 23 Familien und würde demgemäss ungefähr halb so gross sei wie die erste; in der Wirklichkeit dürfte sie aber noch kleine sein. Die Arten der dritten Gruppe, welche ungeschützte Sexual organe und empfindlichen Pollen besitzen, vertheilen sich au 15 Familien, von denen einige sehr gross sind. Diese Gruppe wir im nächsten Abschnitte etwas ausführlicher besprochen werden.

Die vierte Gruppe — Pflanzen mit gegen Regen geschützten Sexualorganen und widerstandsfähigem Pollen — zählt in unserer kalttemperirten Zone verhältnissmässig wenige Repräsentanten. Es sind hauptsächlich Bewohner feuchter Standorte, wie die Violaceen und die alpinen Ericaceen. In den feuchten Tropenwäldern finden sich ohne Zweifel zahlreiche Repräsentanten dieser Abtheilung (cfr. die Gesneraceen, p. 252).

Im Allgemeinen besteht also in den kalttemperirten Zonen ein unverkennbarer Parallelismus zwischen Nichtgeschütztsein und Widerstandsfähigkeit des Pollens. Die Ausnahmen, welche nach verschiedenen Seiten hin thatsächlich vorhanden sind, können wenigstens zum grossen Theile auf Extreme der relativen Luftfeuchtigkeit zurückgeführt werden. Durch solche Extreme können die Verhältnisse mehr oder weniger verschoben werden, und es erscheint gar nicht ausgeschlossen, dass in Gegenden mit sehr feuchtem oder sehr trockenem Klima der hier abgehandelte Parallelismus in den Hintergrund gedrängt oder sogar völlig unterdrückt werden kann.

Capitel IV.

In welcher Weise werden die aus der Empfindlichkeit des Pollens gegen Nässe erwachsenden Nachtheile bei Pflanzen mit exponirten Sexualorganen compensirt?

Ein bestimmtes Interesse knüpft sich an diejenigen Pflanzen, deren Sexualorgane den atmosphärischen Niederschlägen preisgegeben sind, und die trotzdem einen gegen Nässe mehr oder

weniger empfindlichen Pollen erzeugen. Es sind, wie schon mehrfach hervorgehoben, hauptsächlich Bewohner trockener, sonniger Standorte, doch gehören zu dieser Kategorie auch eine Anzahl Pflanzen, welche vorwiegend an feuchten oder sumpfigen Orten auftreten, wie z. B. manche Valerianaceen und Umbelliferen. Aber auch bei diesen Pflanzen dürften wenigstens in vielen Fällen die Blüthen sich in einer relativ trockenen Luft befinden, weil die Laubblätter meistens grundständig sind und die Inflorescenzen sich an hohen, zerstreut beblätterten Stengeln weit über den Boden erheben[1]. Allerdings findet man auch in dieser Kategorie echte Waldpflanzen, diese bilden aber seltene Ausnahmen.

Es fragt sich nun, wie wird bei diesen Pflanzen der durch die Empfindlichkeit des Pollens gegen Nässe entstehende Nachtheil compensirt? Ohne Zweifel kann dies auf verschiedenen Wegen geschehen, in den meisten Fällen scheint aber die betreffende Compensation in einer Weise zu Stande zu kommen, die am besten durch ein concretes Beispiel klargestellt wird.

Betrachten wir z. B. *Primula Auricula* und *Statice rariflora*. Beide Pflanzen haben ungeschützte Sexualorgane, allein der *Primula*-Pollen ist völlig widerstandsfähig, der *Statice*-Pollen sehr empfindlich gegen Nässe. Dieser Nachtheil wird nun bei der *Statice*-Art in der Weise compensirt, dass in jeder Einzelblüthe die Anzahl der Samenknospen reducirt wird, während gleichzeitig die Anzahl der Blüthen sich erhöht. Jede Blüthe der *Statice* besitzt nur eine einzige Samenanlage, die *Primula*-Blüthe dagegen eine sehr grosse Anzahl Samenknospen; und da in beiden Blüthen die Anzahl der Staubfäden gleich gross ist, leuchtet es ohne Weiteres ein, dass für jedes zu befruchtende *Statice*-Ei eine viel grössere Anzahl Pollenkörner disponibel wird, wie es bei der *Primula* der Fall ist. Angenommen, ein Fruchtknoten der *Primula* besitze 50 Samenanlagen (was bei den Primeln oft der Fall ist), so hat jede zu befruchtende Eizelle auf den Pollen des zehnten Theils einer Anthere zu rechnen; bei der *Statice* kommt dagegen auf jede Eizelle der Pollen von fünf Antheren, also ungefähr die 50fache Pollenmenge, vorausgesetzt, dass die Antheren eine annähernd

---

[1]) Einen Gegensatz hierzu bilden z. B. die Sambucineen (*Sambucus* und *Viburnum*), deren Blüthen sich in der unmittelbaren Nähe des dichten, ausgiebig transpirirenden Laubes befinden; bei diesen ist der Pollen meistens sehr widerstandsfähig gegen Nässe.

gleiche Anzahl Pollenkörner enthalten[1]). Es tritt auf diese Weise bei den ungeschützten Formen eine **Vermehrung des Pollens** ein, die um so wirksamer sein muss, als der Pollen auf viele, zu verschiedenen Zeiten aufgehende Blüthen vertheilt wird. Es erscheint nicht ausgeschlossen, sondern sogar wahrscheinlich, dass die **Vertheilung der Samenanlagen** auf viele Einzelblüthen eine ebenso wichtige Rolle spielt wie die **quantitative Zunahme des Pollens**. Durch die vermehrte Anzahl der Blüthen wird natürlich auch die Totalsumme der Samenanlagen — trotz der in jeder Einzelblüthe stattfindenden Reduction der Eieranzahl — auf der nöthigen Höhe gehalten.

Bei näherer Umschau stellt es sich heraus, dass analoge Verhältnisse bei fast allen dieser Kategorie angehörigen Pflanzen vorhanden sind. Unter den Sympetalen haben die **Compositen** und die **Dipsaceen** sehr reichblühende Inflorescenzen und eineiige Blüthen mit 5—4 Staubfäden, welche reichlich Pollen produciren. Die **Valerianaceen** besitzen reich verzweigte Blüthenstände und eineiige Blüthen[2]), in denen allerdings die Anzahl der Staubfäden meistens auf drei herabgesunken ist. Die **Galiaceen** besitzen zweieiige Blüthen mit 4—5 Staubfäden; sie bilden einen bemerkenswerthen Contrast zu den tropischen Cinchonaceen (mit widerstandsfähigem Pollen), deren Blüthen ebenfalls fünf Staubfäden, aber zahlreiche Eier besitzen; auch ist die Anzahl der Blüthen bei den Cinchonaceen im Vergleich zu den Galiaceen ziemlich gering. Die **Labiaten**, welche zum grossen Theile auch dieser Kategorie angehören, erzeugen zahlreiche viereiige Blüthen und vier Staubfäden; sie bilden ebenso wie die **Acanthaceen** (mit wenigen Samen) einen scharfen Gegensatz zu den Gesneraceen, deren nicht besonders zahlreiche Blüthen äusserst zahlreiche Samenanlagen beherbergen.

Unter den Choripetalen zeichnen sich besonders die **Umbelliferen** durch ungeschützte Sexualorgane und empfindlichen Pollen aus; ihre in reichblühenden, stark verzweigten Inflorescenzen angeordneten Blüthen besitzen fünf Staubfäden, aber nur zwei Samenanlagen. Unter den **Rosaceen** besitzen die *Rosa-*, *Rubus-* und

---

1) Nach einfacher Abschätzung enthalten allerdings die Antheren der *Stat[illegible]* eine geringere Anzahl Pollenkörner wie die der *Primula*, doch sind die Differen[illegible] ange nicht so gross, dass der im Text besprochene Unterschied ausgeglichen würde.

2) Bekanntlich besitzt der dreifächerige Fruchtknoten der Valerianaceen nur ein fertiles Fach (mit einer Samenanlage).

Spiraea-Arten ungeschützte Sexualorgane und sehr widerstandsfähige Pollenkörner; ihre Blüthen behausen zahlreiche (40—50) Samenanlagen. Bei den *Agrimonia*- und *Sanguisorba*-Arten, deren Sexualorgane ebenfalls exponirt, deren Pollenkörner aber empfindlich sind, ist die Anzahl der Samenanlagen in jeder Blüthe auf zwei herabgesunken, während die Staubfäden zahlreich geblieben sind; die Zahl der Einzelblüthen ist auch hier sehr gross.

Ganz analoge Verhältnisse finden wir auch bei den Monokotylen, und zwar besonders deutlich unter den Liliaceen. Hier springt der Gegensatz sehr scharf in die Augen, wenn wir einerseits die *Lilium*-Arten, andererseits die *Asphodelus*- und *Eremurus*-Arten miteinander vergleichen. Diejenigen *Lilium*-Arten, deren Sexualorgane exponirt sind, besitzen einen sehr widerstandsfähigen Pollen; die Pflanze bringt nur eine sehr beschränkte Anzahl Blüthen hervor, allein jede Blüthe erzeugt Hunderte von Samen. Die *Asphodelus*-Arten (mit ungeschützten Sexualorganen und empfindlichem Pollen) produciren äusserst zahlreiche Blüthen, die in langen, ährenförmigen Inflorescenzen angeordnet sind, aber in jeder Blüthe finden sich nur sechs Samenanlagen. Die *Lilium*-Arten sind meistens Waldbewohner, die *Asphodelus*-Arten kommen hauptsächlich an sonnigen, trockenen Standorten vor; es ist genau derselbe Gegensatz, wie der eingangs erwähnte zwischen *Primula* und *Statice*.

Auch die Gramineen haben ungeschützte Sexualorgane und meistens einen empfindlichen Pollen. Ihre zahlreichen, gewöhnlich in stark zusammengesetzten Inflorescenzen angeordneten Blüthen sind eineiig und besitzen drei Staubfäden, welche reichlich Pollen produciren. Aehnliches gilt auch von denjenigen Cyperaceen, welche einen empfindlichen Pollen erzeugen.

Die jetzt abgehandelten Familien bezw. Arten stellen gerade das Hauptcontingent derjenigen Pflanzen dar, welche durch ungeschützte Sexualorgane und empfindlichen Pollen ausgezeichnet sind. Nach meinem Dafürhalten kann es gar nicht bezweifelt werden, dass zwischen dem erwähnten Verhältnisse der Blüthenarchitektonik und dem Verhalten des Pollens bei Befeuchtung eine Beziehung besteht, so dass wir berechtigt sind zu der Auffassung, dass die Nachtheile, welche den ungeschützten Pflanzen aus der Empfindlichkeit des Pollens erwachsen, durch Reduction der Samenanlagen und Vermehrung der Einzelblüthen ausgeglichen werden.

Damit ist natürlich nicht gesagt, dass diese Structurverhältnisse etwa als Anpassungen in Folge der bei Trockenheit sich einstellenden Empfindlichkeit des Pollens hervorgerufen seien; im Gegentheil wäre es ja ebenso gut denkbar, dass die erwähnten Veränderungen in der Blüthenarchitektonik solche Bedingungen geschaffen hätten, unter welchen sich ein gegen Nässe empfindlicher Pollen entwickeln könnte. Indessen halte ich es einstweilen für zwecklos, auf derartige Speculationen einzugehen.

Ein bestimmtes Interesse erhalten aber in diesem Zusammenhange einige Beobachtungen von Haacke, welche dieser Forscher, allerdings in ganz anderen Absichten, an *Campanula glomerata* angestellt hat[1]). Haacke fand nämlich, dass die Fruchtblätter dieser Art, deren Anzahl typischer Weise drei beträgt, an trockenen Standorten eine bestimmte Tendenz zeigen, auf zwei herunter zu sinken. An einem von Kiefern beschatteten Waldweg zählte Haacke unter 356 untersuchten Blüthen:

315 = 88,48 % mit 3 Narben[2]),
40 = 11,24 „ „ 2 „
1 = 0,28 „ „ 4 „

Auf einem trockeneren Standorte wurden 326 Blüthen auf ihre Narbenanzahl untersucht und dabei gefunden:

237 = 72,7 % mit 3 Narben,
89 = 27,3 „ „ 2 „
0 = 0 „ „ 4 „

Auf einem anderen, ebenfalls sehr trockenen Standorte, fanden sich unter 386 untersuchten Blüthen:

274 = 70,98 % mit 3 Narben,
110 = 28,5 „ „ 2 „
2 = 0,52 „ „ 4 „

Auf einem exquisit trockenen Local fanden sich unter 800 untersuchten Blüthen:

490 = 61,25 % mit 3 Narben,
310 = 38,75 „ „ 2 „
0 = 0 „ „ 4 „

---

1) Haacke, Entwickelungsmechanische Untersuchungen. I. Ueber numerische Variation typischer Organe und correlative Mosaikarbeit. Biologisches Centralbl., XVI. Bd., No. 13, p. 482—83.

2) Bei *Campanula glomerata* fällt die Anzahl der Narben mit der Anzahl der Fruchtblätter zusammen.

Ein aussergewöhnlich starkes Exemplar dieser Collection, mit dicht gedrängten Blüthenständen und einem unterhalb der Blüthenregion noch 5 mm dicken Stamm, hatte unter 54 Blüthen:

13 = 24,07 % mit 3 Narben,
41 = 75,93 „ „ 2 „
0 = 0 „ „ 4 „

Diese von Haacke aufgedeckten Thatsachen[1]) beweisen unzweideutig, dass trockene Umgebung bei *Campanula glomerata* eine numerische Reduction der Fruchtblätter hervorruft. Ueber die Anzahl der Samenanlagen in den verschiedenen Blüthen macht Haacke keine Angaben, doch kann es kaum bezweifelt werden, dass in den zweinarbigen Blüthen eine geringere Anzahl Samenanlagen vorhanden sind wie in den dreinarbigen. Wir hätten also hier das Anfangsstadium einer derartigen Reduction, die bei den Dipsaceen und Compositen völlig durchgeführt ist, und es scheint mir von ganz besonderem Interesse, dass diese Reduction gerade an einem aussergewöhnlich kräftigen Exemplar der *Campanula* am Weitesten fortgeschritten ist. Fortgesetzte und eingehende Untersuchungen auf diesem Gebiete werden ohne Zweifel interessante Perspectiven öffnen.

Inwiefern eine Compensation im jetzt abgehandelten Sinne auch auf anderen Wegen zu Stande kommt, lässt sich einstweilen schwer überblicken. In erster Linie wäre ja an eine Compensation durch vegetative Fortpflanzung zu denken, allein es ist dabei nicht zu vergessen, dass gerade Trockenheit zu denjenigen Factoren gehört, welche im Allgemeinen die Blüthenbildung begünstigen und die vegetative Fortpflanzung unterdrücken. Kerner giebt von *Epilobium angustifolium* an[2]), dass während die an sonnigen Plätzen „reichlich blühenden Stöcke nur wenige kurze Ausläufer bilden, entstehen aus den in Schatten gestellten blüthenlosen Stöcken lange unterirdische Sprosse, die als Ausläufer weit und breit herumkriechen und dem Bereich des Schattens zu entgehen suchen."

1) Mit den von Haacke gemachten Schlussfolgerungen kann ich nicht einverstanden sein.

2) Pflanzenleben, Bd. 2, p. 408. Vergl. auch besonders Goebel, Organographie der Pflanzen, I. Theil, p. 182 ff., wo mehrere interessante Correlationen zwischen geschlechtlicher und vegetativer Fortpflanzung angeführt werden.

Die genannte *Epilobium*-Art besitzt ungeschützte Sexualorgane und sehr empfindlichen Pollen; es erscheint keineswegs ausgeschlossen, dass in regenreichen Sommern, wo die Samenbildung nothwendiger Weise etwas geringer ausfallen muss wie in regenarmen Sommern, die vegetative Fortpflanzung ergänzend eingreift. Ebenso wäre in diesem Zusammenhange z. B. an *Hemerocallis fulva* zu denken. Diese Pflanze gedeiht im botanischen Garten zu Lund sehr üppig, blüht reichlich, erzeugt aber niemals oder doch nur ausnahmsweise Samen; da die Sexualorgane schlecht geschützt und die Pollenkörner von Feuchtigkeit stark beschädigt werden, ist es naheliegend, an eine durch die atmosphärischen Niederschläge bewirkte Vereitelung der Befruchtung zu denken, die aber vielleicht durch vegetative Vermehrung ausgeglichen wird.

Während die jetzt erwähnten Beispiele nur hypothetischer Art sind, scheint wirklich in einem bestimmten Falle eine Compensation durch vegetative Vermehrung stattzufinden. Dieser Fall betrifft die schwarzfrüchtigen Brombeerarten. Die Sexualorgane dieser Pflanzen sind durchgängig ungeschützt, allein der Pollen besitzt innerhalb der verschiedenen Gruppen eine ungleiche Widerstandsfähigkeit gegen Befeuchtung. Die hochwüchsigen Arten aus den Gruppen Suberecti, Rhamnifolii, Candicantes und Villicaules (*R. plicatus, sulcatus, nitidus, thyrsanthus, villicaulis* u. s. w.) besitzen einen sehr widerstandsfähigen, in dest. H_2O ausgezeichnet keimenden Pollen. Einige von diesen Arten vermehren sich (durch einwurzelnde Sprossungsspitzen) bis zu einem gewissen Grade auf vegetativem Wege, da sie aber reichlich fruchten und die Samen immer grosse Keimfähigkeit besitzen, spielt die Verbreitung durch Samen bei diesen Arten jedenfalls eine hervorragende Rolle. Wesentlich anders verhalten sich *Rubus caesius* und die mit diesem nahe verwandten, von manchen Batologen als *Caesius*-Bastarde aufgefassten *Rubi corylifolii*. Die Fruchtbarkeit ist bei diesen Arten selten normal, was wenigstens bei *Rubus caesius* nicht auf hybride Abstammung zurückgeführt werden kann. Dagegen lässt sich leicht constatiren, dass der Pollen von *R. caesius* gegen Nässe empfindlich ist, so dass die meisten Körner bei Befeuchtung rasch zu Grunde gehen, und Aehnliches gilt auch von manchen Corylifolii wie *R.* [illegible], *R.* [illegible], *R.* [illegible] u. s. w.[1]. Unter solchen

[1] [illegible] gemachte Beobachtung, dass ein [illegible] manche Corylifolii [illegible] sehr [illegible]

Umständen ist es leicht erklärlich, dass die Fruchtbildung in den völlig ungeschützten Blüthen öfters schlecht ausfällt, allein gerade diese Rubi und ganz besonders *R. caesius* zeichnen sich durch eine enorme Vermehrung auf vegetativem Wege aus[1]). Auch hier ist es natürlich sehr schwer anzugeben, was Ursache und was Wirkung ist; dass aber die durch die Empfindlichkeit des Pollens bewirkte Herabsetzung der Samenbildung und die Steigerung der vegetativen Vermehrung zu einander in Beziehung stehen, scheint mir sehr wahrscheinlich.

Schliesslich könnte man sich vielleicht vorstellen, dass empfindliche Pollenkörner durch sehr rasche Keimung sich den Gefahren eines plötzlichen Regengusses entziehen könnten. Inwiefern eine gesteigerte Keimungsgeschwindigkeit hier in Betracht kommen kann, lässt sich zur Zeit nicht entscheiden, da zielbewusste Beobachtungen über diesen Gegenstand nicht vorliegen. Von Interesse ist, dass nach den Angaben von Elfving die Pollenkörner der Gramineen aussergewöhnlich rasch keimen (schon in einer halben Stunde erfolgt auf der Narbe Schlauchbildung), was besonders vortheilhaft erscheint, da die Sexualorgane der Gräser völlig ungeschützt und die Pollenkörner gegen Nässe sehr empfindlich sind. In analoger Weise verhalten sich z. B. die Pollenkörner des ungeschützten *Epilobium angustifolium;* in 5 % Zuckerlösung trieben diese fast momentan Schläuche. Vielleicht werden ausgedehnte Untersuchungen über die Keimungsgeschwindigkeit auf der Narbe interessante Beziehungen an den Tag bringen; die in der Literatur zerstreut vorhandenen Angaben beziehen sich durchgängig auf die Keimungsgeschwindigkeit in künstlichen Nährlösungen und lassen sich deshalb für unsere Zwecke nicht verwerthen.

Ich kann diesen Abschnitt nicht beschliessen, ohne meinem Bedauern Ausdruck zu geben, dass äussere Gründe mich verhindert haben, diese Untersuchungen auf grössere Gebiete auszudehnen. Fortgesetzte und besonders in anderen Zonen ausgeführte Unter-

fruchten, wenn ihre Blüthen durch überhängendes Laub von Hasel, Flieder oder anderen Sträuchern bezw. Bäumen gegen Regen geschützt sind. — Einige Corylifolii, wie z. B. der über einen grossen Theil Deutschlands verbreitete *R. polycarpus* G. Braun, besitzen einen gegen Nässe widerstandsfähigen Pollen und fruchten sehr gut.

1) Vergl. Focke, Synopsis Ruborum Germaniae, p. 408.

suchungen werden auf diesem Gebiete der Pollenbiologie ohne Zweifel viele interessante Thatsachen an's Licht bringen. Vor Allem die Tropen lassen in dieser Hinsicht Manches erwarten, dessen Erforschung ich aber den beneidenswerthen Tropenbesuchern überlassen muss.

Capitel V.

Specielle Belege.

Monokotyledonea.

Juncaceae. Sämmtliche untersuchten Juncaceen sind anemophil und besitzen völlig exponirte Sexualorgane.

Juncus articulatus (feuchte Wiese bei Lund). Der Pollen keimt gut in dest. H_2O, doch treibt jede Tetrade gewöhnlich nur einen Schlauch. Kein Platzen.

J. trifidus (Jemtland: Storlien). Der Pollen ist schlecht ausgebildet, von den normalen Tetraden trieben 30—40 % je einen Schlauch.

J. castaneus (Norwegen: Rörås) und *J. biglumis* (Norwegen: Meraker). Der Pollen ist gegen Nässe resistent, keimt aber nicht in dest. H_2O.

Luzula campestris [H. B. L.][1]). Pollen resistent, keimt sporadisch in dest. H_2O.

Cyperaceae. Durchgängig anemophile Formen mit exponirten Sexualorganen.

Carex acuta (H. B. L., feuchter Standort). Der Pollen in dest. H_2O resistent, nach 3 Stunden 70—80 % gut entwickelte Schläuche.

C. aquatilis (H. B. L.), *C. foetida* (H. B. L.) und *C. vaginata* (Jemtl.: Åre), alle aus feuchten Standorten, führen einen gegen Nässe resistenten, in dest. H_2O aber nur sporadisch keimenden Pollen.

C. glauca (Lund, trockener Standort). Der Pollen ist gegen Nässe sehr empfindlich und keimt nicht in H_2O.

Eriophorum angustifolium (Jemtl.: Åre). Der Pollen ist meistens gegen Nässe ziemlich empfindlich, so dass nach 7 Stunden die Mehrzahl der Körner abgestorben sind. 5—10 % Keimungen.

---

1) H. B. L. = Hortus Botanicus Lundensis



Scirpus caespitosus (Jemtl.: Storlien). Pollen resistent, in dest. H_2O viele Keimungen.

Gramineae. Anemophile Formen mit exponirten Sexualorganen.

Der Pollen der untersuchten Gramineen zeigt die Eigenthümlichkeit, dass er unter keinen Umständen in künstlichen Nährlösungen zum Keimen gebracht werden kann[1]). Bezüglich der Resistenzfähigkeit des Pollens gegen Nässe gilt es als allgemeine Regel, dass die Gramineen einen in dieser Hinsicht ziemlich empfindlichen Blüthenstaub besitzen, was wohl theils durch die reichliche Pollenbildung, theils möglicherweise durch schnelle Keimung compensirt wird. Eine Beeinflussung der Resistenzfähigkeit von Seiten der Luftfeuchtigkeit lässt sich insofern constatiren, als Formen von feuchten Standorten einen gegen Nässe weniger empfindlichen Pollen führen.

Zea Mays (H. B. L.). Die bei einer anemophilen Pflanze ungewöhnlich grossen Pollenkörner gehen im dest. H_2O ziemlich schnell zu Grunde.

Festuca rubra, *F. ovina*, *Poa pratensis*, *Bromus erectus*, *Dactylis glomerata*, *Koeleria glauca*, *Avena elatior*, *Corynephorus canescens*, *Psamma arenaria*, *Elymus arenarius* (sämmtliche Arten aus relativ trockenen Standorten in Schonen) besitzen einen gegen Nässe empfindlichen Pollen, der ziemlich schnell in dest. H_2O zu Grunde geht.

Etwas resistenter, aber doch ziemlich empfindlich zeigte sich der Pollen von *Milium effusum* (feuchter Buchenwald in Schonen), *Glyceria fluitans*, *G. distans* und *Hierochloa borealis* (an feuchten Ufern).

Colchicaceae. *Merendera sobolifera* (H. B. L.). Sexualorgane plötzlichen Regengüssen exponirt. — Die meisten Körner scheinen steril zu sein, die fertilen treiben in dest. H_2O schöne Schläuche.

Mit *Merendera* stimmt *Bulbocodium vernum* (H. B. L.) völlig überein.

Zygadenus glaberrimus. Sexualorgane exponirt. Der Pollen in dest. H_2O völlig resistent; ausgiebige Schlauchbildung.

---

1) Es wurden für die Versuche verschiedene Zuckerarten (Rohrzucker, Milchzucker, Traubenzucker, Fruchtzucker, Inulin, Galactose u. s. w.) mit und ohne Zusatz von Säuren (Apfelsäure, Weinsäure, Citronensäure) benutzt. Vergl. Elfving, l. c., p. 16.

Narthecium ossifragum (feuchte Haide bei Engelholm, Schonen). Sexualorgane exponirt. In den meisten Kulturen sehr schöne Keimung (100 % Schläuche), in anderen dagegen keine Schlauchbildung.

Tofieldia borealis (Jemtl.: Storlien; Norw.: Meraker, Röràs). Sexualorgane exponirt. Der Pollen keimt in dest. H_2O in der Regel sehr schön (50—90 %); einige Exemplare, die auf sehr trockenem Boden bei Roràs gesammelt waren, besassen indessen einen Pollen, der in dest. H_2O keinen einzigen Schlauch trieb.

Liliaceae. *Tulipa Gesneriana* (Jenaer Bot. Gart.; H. B. L.). Sexualorgane exponirt. In dest. H_2O bleibt der Pollen Tage lang lebend und treibt meistens sehr gut ausgebildete Schläuche.

Gagea lutea (H. B. L.). Sexualorgane exponirt. In dest. H_2O schöne Keimung, keine Platzung. Ueber die verschiedene Widerstandsfähigkeit in Folge wechselnder Luftfeuchtigkeit vergl. p. 245.

G. stenopetala (H. B. L.), *G. minima* und *G. spathacea* (feuchte Buchenwälder aus der Umgebung Lund's) stimmen in Bezug auf Pollenschutz und Widerstandsfähigkeit völlig mit *G. lutea* überein.

Fritillaria Meleagris (H. B. L.). Sexualorgane gut geschützt innerhalb der nickenden glockenförmigen Blüthen. In dest. H_2O platzt eine beträchtliche Anzahl Körner während der ersten 5 Minuten; in der so entstandenen Zuckerlösung keimen ca. 20 %.

Wie *Frit. Meleagris* verhalten sich auch *F. pyrenaica* (H. B. L.) und eine nicht näher bestimmte gelbblühende *Fritillaria*-Art (H. B. L.).

Lilium Martagon (H. B. L.). Die Blüthen dieser Art sind bekanntlich nickend, allein durch die starke Aufrollung der Perigonblätter werden die Sexualorgane, besonders bei windigem Wetter, den Regengüssen exponirt. — Der Pollen ist durchweg resistent und treibt in dest. H_2O rasch schön ausgebildete Schläuche, die in diesem Medium noch nach 20 Stunden lebendig sind.

L. tauricum (H. B. L.) und *L. maculatum*, beide mit aufrechten, glockenförmigen Blüthen (exponirte Sexualorgane), besitzen ebenfalls einen sehr resistenten in dest. H_2O schön keimenden Pollen.

Ornithogalum nutans (H. B. L.). Sexualorgane geschützt innerhalb der nickenden Blüthen. Die Körner gehen in dest. H_2O, ohne zu keimen, schnell zu Grunde.

Ornith. sulphureum. Blüthen auch bei regnerischem Wetter aufrecht; Sexualorgane exponirt. Der Pollen keimt nicht in dest. H_2O, bleibt aber im Wasser während der ersten Stunde anscheinend völlig unbeschädigt.

Eucomis punctata (Gew.-Haus zu Lund). Sexualorgane völlig exponirt. Der Pollen bleibt in dest. H_2O Stunden lang völlig unbeschädigt, aber meistens treibt [nur eine Minderzahl gut ausgebildete Schläuche.

*Hyacinthus candidus**(H. B. L.). Sexualorgane in den nickenden glockenförmigen Blüthen gut geschützt. Der Pollen geht, ohne zu keimen, in dest. Wasser rasch zu Grunde.

Muscari ramosum (H. B. L.). Sexualorgane sehr gut geschützt. Pollen sehr empfindlich, in dest. H_2O rasch zu Grunde gehend.

M. botryoides (H. B. L.). Wie die vorige Art.

Allium. Die Sexualorgane der *Allium*-Arten sind meistens exponirt und der Pollen im Allgemeinen gegen Nässe ziemlich resistent. Die grösste Widerstandsfähigkeit findet man bei dem Pollen der an feuchten schattigen Orten wachsenden Arten, wie z. B. *A. ursinum* (30% keimende Körner), während die an trockenen Localitäten auftretenden Arten (*A. arenarium*, *A. montanum* u. s. w.) einen bedeutend empfindlicheren Pollen besitzen.

Asphodelus albus (H. B. L.). Sexualorgane gänzlich ungeschützt. Der Pollen ist gegen Nässe sehr empfindlich und geht, ohne zu keimen, in dest. H_2O rasch zu Grunde.

Ganz wie *Asphod. albus* verhalten sich auch *A. tauricus* und *Eremurus spectabilis* (H. B. L.).

Ueber andere Liliaceen vergl.: Zur Biol. des Poll. p. 15.

Convallariaceae. *Convallaria majalis* (H. B. L.). Sexualorgane geschützt. Von den Pollenkörnern platzen in dest. H_2O eine beträchtliche Anzahl sofort; nach 3 Stunden meistens 20% gekeimte Körner, die übrigen sind abgestorben.

In ganz derselben Weise wie *C. majalis* verhalten sich *C. verticillata* und *C. Polygonatum* (H. B. L.).

Majanthemum bifolium (Norw.: Meraker, trockener Waldboden). Sexualorgane exponirt. Von den Pollenkörnern keimen gewöhnlich 50—70%, eine Minderzahl platzt in dest. H_2O.

Paris quadrifolia (H. B. L., Alnarp's Park) Sexualorgane ungeschützt. Pollen resistent, keimt aber nur spärlich in dest. H_2O (5—10%).

Smilacina racemosa (H. B. L.). Sexualorgane exponirt. Der Pollen ist sehr resistent und keimt ausgezeichnet in dest. H_2O.

Amaryllideae. *Leucojum aestivum* (H. B. L.). Die Sexualorgane sind in den nickenden glockenförmigen Blüthen gegen Nässe absolut geschützt. In dest. H_2O platzen die meisten Körner, nicht eine einzige Keimung wurde wahrgenommen.

Vallota purpurea (H. B. L.). Sexualorgane exponirt. Pollen gegen Nässe sehr resistent, in dest. H_2O 80—90% schön ausgebildete Schläuche.

Imanthophyllum miniatum, *Haemanthus globosus* und *Haemanthus puniceus* (H. B. L.) alle mit exponirten Sexualorganen, besitzen einen gegen Nässe durchaus resistenten, in dest. H_2O ausgiebig (80—90%) keimenden Pollen.

Narcissus poeticus und *N. Pseudonarcissus* (H. B. L.), deren Sexualorgane bei windigem, regnerischem Wetter leicht benetzt werden, besitzen einen gewöhnlich sehr widerstandsfähigen Pollen, der in dest. H_2O rasch Schläuche treibt (40—50%). Bei sehr trockenem Wetter wird, wenigstens bei *N. poeticus*, die Resistenzfähigkeit merkbar herabgesetzt.

Iridaceae. *Iris.* Sämmtliche untersuchte *Iris*-Arten, deren Pollen durch die blattähnlichen Narben sehr gut geschützt ist, besitzen einen gegen Nässe sehr empfindlichen, in dest. H_2O momentan platzenden Pollen (*I. Pseudacorus*, *I. germanica*, *I. spuria*, *I. pumila*, alle aus dem botanischen Garten zu Lund).

Sisyrynchium Bermudianum (H. B. L.). Sexualorgane ungeschützt. Der Pollen platzt nicht in dest. H_2O, und bleibt, jedoch ohne zu keimen, in diesem Medium stundenlang lebend.

Crocus vernus und *C. speciosus* (H. B. L.). Die Sexualorgane sind bei den *Crocus*-Arten ziemlich gut geschützt durch die Schliessbewegungen der Perigonblätter, welche hier bedeutend schneller eintreten als z. B. bei *Colchicum*. In dest. H_2O geht der Pollen, ohne zu keimen, ziemlich rasch zu Grunde.

Orchidaceae. *Listera ovata* (feuchter Wald bei Alnarp). Die Sexualorgane sind bei dieser Art ziemlich exponirt. Der Pollen ist sehr resistent und keimt vorzüglich in dest. H_2O.

Dikotyledones.

Salicaceae. Die Sexualorgane der Weiden und der Pappeln sind den atmosphärischen Niederschlägen stark exponirt, besonders da die meisten Arten feuchte Localitäten bevorzugen.

Salix alba, *S. fragilis*, *S. viminalis*, *S. aurita*, *S. caprea*, *S. cinerea*, *S. repens* (alle aus der Umgebung von Lund) besitzen einen gegen Nässe sehr resistenten, in dest. H_2O äusserst schnell und ausgiebig keimenden Pollen.

S. Lapponum (Jemtland: Åre). Der Pollen schien schon vor dem Einlegen in die Kulturflüssigkeit (wahrscheinlich in Folge des herrschenden rauhen Wetters: bei Åre am 23. Juni, 6 Uhr Nachm. + 3° C.) etwas beschädigt zu sein, indem viele Körner, die sonst normal entwickelt waren, eine tief braune Farbe angenommen hatten. Im Ganzen keimten doch ca. 25 %; Platzungen fanden nicht statt.

S. reticulata[1]) (Jemtl.: Åreskutan 600—800 m). Sehr schöne Keimung (70—80 %), keine Platzungen.

S. herbacea[1]) (Jemtl.: Åreskutan, 600—800 m). In 2 Stunden sehr schöne Keimung (90 %).

S. lanata (Åre), *S. Arbuscula* (Jemtl.: Storlien), *S. hastata* (Storlien), *S. Myrsinites* (Storlien) besitzen ebenfalls einen sehr resistenten, in dest. H_2O schnell und ausgiebig keimenden Pollen.

Populus sp. In dest. H_2O ziemlich zahlreiche Keimungen, vereinzelte Platzungen.

Betulaceae. Durchgängig anemophile Formen mit exponirten Sexualorganen.

Alnus viridis (H. B. L.). Ziemlich widerstandsfähig. In dest. H_2O zahlreiche Keimungen.

Betula fruticosa (Jenaer botanischer Garten). Der aus den Antheren herausgenommene Pollen keimt nur sporadisch, der frei ausgestäubte dagegen sehr ausgiebig (90 %); vereinzelte Platzungen.

Betula nana (Jemtl.: Åreskutan, 600 m). In dest. H_2O 30 % gekeimte Körner, keine oder höchstens sporadische Platzungen.

---

1) Auch von diesen Arten wurden nach einigen Tagen mit sehr rauhem Wetter an exponirten Stellen Sträucher gefunden, deren Pollen beschädigt waren, so dass nur ca. 10 % Körner Schläuche trieben.

Corylaceae. Anemophile Formen mit exponirten Sexualorganen.

Corylus Avellana (Jenaer botanischer Garten). In dest. H_2O nach 2 Stunden deutliche Schlauchbildung, dabei aber auch vereinzelte Platzungen. Der in Lund (H. B. L.) eingesammelte Pollen keimt im Allgemeinen nicht so gut wie der Jenenser Pollen.

Carpinus Betulus keimt schlecht, ziemlich viele Körner platzen.

Cupuliferae. Anemophile Formen mit exponirten Sexualorganen.

Castanea vesca (H. B. A.). Der Pollen ist gegen Nässe sehr resistent, platzt nicht und treibt in dest. H_2O zahlreiche Schläuche (50%), die noch nach 20 Stunden lebendig sind.

Quercus Robur (H. B. L.). Der Pollen ist ziemlich resistent, treibt aber in dest. H_2O nur sporadische Schläuche.

Ulmaceae. *Ulmus campestris* (H. B. L.). Ungeschützt. Der Pollen bleibt in dest. H_2O während der ersten Stunde meistens unbeschädigt; sporadische Schlauchbildung.

Urticaceae. Sämmtliche untersuchten *Urtica*-Arten (*U. urens*, *U. dioica*, *U. pilulifera*, H. B. L.) besitzen exponirte Sexualorgane und führen einen gegen Nässe völlig resistenten Pollen, der in dest. H_2O ziemlich zahlreiche Schläuche treibt.

Cannabineae. *Cannabis sativa* (H. B. L.) und *Humulus Lupulus* (H. B. L.), beide anemophil mit exponirten Sexualorganen, stimmen bezüglich der Widerstandsfähigkeit des Pollens gegen Nässe im Wesentlichen mit den Urticaceen überein.

Polygonaceae. Die untersuchten *Rumex*-Arten (*R. crispus*, *R. obtusifolius*, *R. domesticus*, *R. maritimus*, *R. Acetosa*, *R. Acetosella*, sämmtlich aus der Umgebung Lund's) sind alle windblüthig und besitzen völlig ungeschützte Sexualorgane. Der Pollen bleibt im Wasser stundenlang unbeschädigt, keimt aber nur sporadisch.

Oxyria digyna (Jemtl.: Are, Storlien, an feuchten Bachufern, Felsschluchten u. s. w.). Der Pollen bleibt in dest. H_2O stundenlang lebend und keimt ziemlich ausgiebig.

Ueber die *Polygonum*-Arten vergl.: Zur Biol. d. Poll., p. 16.

Caryophyllaceae. *Cerastium trigynum* (Jemtl.: Storlien, feuchte Stellen). Ungeschützt. Der Pollen bleibt in dest. H_2O Stunden lang lebend, keimt aber nicht.

Silene acaulis (Jemtl.: Åre, Storlien). Sexualorgane exponirt, r Pollen bleibt grösstentheils während der ersten Stunde unschädigt, keimt aber nicht und platzt sporadisch.

Melandrium silvestre (Jemtl.: Åre, feuchte, schattige Felsenluchten). Sexualorgane exponirt. Der Pollen gegen Nässe mlich resistent, in dest. H_2O 20—25% Keimungen, sporadische tzungen.

An trockenen Localitäten wachsende Caryophylleen besitzen oft en gegen Nässe ziemlich empfindlichen Pollen, obwohl die Sexualgane nicht oder schlecht geschützt sind (Arten von *Dianthus*, *enaria* u. s. w.).

Ueber andere Caryophylleen sowie über *Amarantaceae* und *enopodiaceae* vergl.: Zur Biol. d. Poll., p. 16—17.

Ranunculaceae. *Paeonia tridentata*, *P. mollis*, *P. splenns*, *P. paradoxa*, *P. officinalis* (alle aus H. B. L.), deren Sexualgane wenigstens gegen plötzliche Regengüsse ungeschützt sind, ben einen äusserst widerstandsfähigen Pollen, der in dest. H_2O hr schnell Schläuche treibt (90—100%).

Trollius europaeus (Norw.: Röràs, 600—700 m). Nach erner[1]) wird der Pollen der Trollblume „niemals durch die nosphärischen Niederschläge genetzt", weil „die mit Pollen belenen Antheren von den am Blüthenboden entlang einer Schraubenie angeordneten Blumenblättern förmlich eingekapselt sind". — i Röràs (in Norwegen), wo diese Pflanze in grösster Ueppigkeit ftritt, findet eine solche Einkapselung der reifen Antheren nicht tt, vielmehr ist zwischen den oberen Blumenblättern immer eine ffnung vorhanden, durch welche einfallende Regentropfen in's nere der Blüthen gelangen. Der Pollen ist gegen Nässe sehr istent und treibt in dest. H_2O. schön ausgebildete Schläuche)%)[2]).

Caltha palustris (H. B. L.; Jemtl.: Åre). Sexualorgane gänzlich geschützt. Der Pollen ist nicht selten reich an verkümmerten

1) Pflanzenleben, 2. Aufl., Bd. II, p. 99.

2) Natürlich ist es nicht ausgeschlossen, dass die in den Alpen wachsende se sich so verhält, wie es Kerner angiebt, d. h. dass also von dieser Pflanze verschiedene Rassen vorkommen. Sollte eine derartige Verschiedenheit wirklich ren, dürfte aber diese eher mit der Thierwelt als mit den atmosphärischen Niedergen in Verbindung stehen.

Körnern, die keimfähigen Körner sind aber sehr widerstandsfähig und treiben in dest. H_2O lange Schläuche.

Aquilegia. Die meisten Arten dieser Gattung haben steil nach unten gerichtete Blumen, deren Sexualorgane von den übergewölbten Kronenblättern gut geschützt sind und deren Pollen gegen Benetzung sehr empfindlich ist (*A. pulchella*, *A. atropurpurea*, *A. glandulosa*, alle aus H. B. L.; in dest. H_2O keine Keimung, nach 2 Stunden alle Körner gestorben). Andere Arten dagegen, wie *A. leptoceras*, *A. chrysantha*, *A. Skinneri* (gelbblühende Formen) richten ihre Blüthen schräg oder gerade aufwärts, so dass die Sexualorgane den atmosphärischen Niederschlägen exponirt werden; der Pollen dieser Arten ist gegen Nässe sehr widerstandsfähig und treibt in dest. H_2O gut ausgebildete Schläuche.

Ranunculus. Die Blüthen der meisten *Ranunculus*-Arten sind auch bei andauernden Regen aufrecht und weit geöffnet, so dass die Sexualorgane völlig durchnässt werden. Der Pollen ist gewöhnlich sehr widerstandsfähig[1]), keimt aber meistens nur schlecht in dest. H_2O (*R. repens*, *R. acris*, *R. gramineus*, *R. lanuginosus*, alle aus H. B. L.; *R. aconitifolius*, Jemtl.: Åre). Der Pollen von *R. sceleratus*, *R. reptans* und *R. Flammula*, die alle an sehr feuchten Localitäten in Schonen gesammelt wurden, zeigte eine beträchtliche Anzahl gekeimte Körner (dest. H_2O), so auch *R. acris* von einem sehr feuchten Standorte bei Åre.

Batrachium heterophyllum (Teich bei Lund). Sexualorgane ungeschützt gegen plötzliche Regengüsse. Pollen sehr resistent, in dest. H_2O reichliche Schlauchbildung.

Ficaria ranunculoides (schattige Stellen in H. B. L.). Pollenschutz wie bei *Batrachium*. Der Pollen schlecht ausgebildet, die normalen Körner keimen aber fast alle in dest. H_2O.

Anemone nemorosa (H. B. L.). Die Blüthenschäfte der *Anemone*-Arten führen bekanntlich ombrophobe Bewegungen aus, durch welche die Sexualorgane gegen die schädlichen Wirkungen eines „Landregens" einigermassen geschützt sind; bei plötzlichen Regengüssen wird aber das Innere der Blumen nicht selten benetzt. Der

1) Dass der im Wasser untergetauchte, aber nicht keimende Pollen thatsächlich seine vitalen Eigenschaften noch besass, wurde bezüglich *R. acris* und *R. repens* bewiesen durch nachträglichen Zusatz von 3 % Rohrzuckerlösung; die Körner trieben dann normale Schläuche.

Pollen platzt nicht in dest. H_2O; durch Einlegen von Narbenstücken in die Kulturflüssigkeit wurde wiederholt Keimung erreicht.

A. narcissiflora. Wie *A. nemorosa.*

Thalictrum. Die im botanischen Garten zu Lund kultivirten *Thalictrum*-Arten (*Th. glaucum*, *minus*, *kemense* u. s. w., anemophile Formen mit exponirten Sexualorganen) besitzen einen sehr resistenten, aber in dest. H_2O nur sporadisch keimenden Pollen. Sehr ausgiebig (40—50°/₀) keimt dagegen der Pollen des ebenfalls anemophilen *Th. alpinum*, das an feuchten Wiesen in den schwedischen Hochgebirgen (Åreskutan, Storlien) gesammelt wurde.

Clematis erecta (H. B. L.). Die Sexualorgane der aufrechten, offenen Blüthen gänzlich ungeschützt. Der Pollen sehr resistent; in dest. H_2O liegende Körner trieben bei Zusatz von Rohrzucker normale Schläuche.

Clematis cylindrica (H. B. L.) und *Atragene alpina* (H. B. L.), beide mit geschützten Sexualorganen, besitzen einen in dest. H_2O reichlich platzenden und schnell zu Grunde gehenden Pollen.

Berberideae. Die untersuchten Berberideen (*Berberis vulgaris*, *B. Thunbergi*, *Epimedium alpinum*, *Mahonia aquifolia*, H. B. L.) besitzen alle (auch die geschützten Formen) einen gegen Nässe resistenten, in dest. H_2O reichlich keimenden Pollen.

Ueber *Papaveraceae* und *Fumariaceae* vergl.: Zur Biol. d. Poll., p. 18, 19.

Cruciferae. Ueber das Verhalten der Cruciferen sind zufällig nur wenige Beobachtungen gemacht worden. Einige an offenen, steinigen Standorten wachsenden *Draba*- und *Arabis*-Arten, deren Sexualorgane jedenfalls nicht gut geschützt sind, führen einen gegen Nässe ziemlich empfindlichen Pollen. Ziemlich resistent ist dagegen der Pollen bei der ebenfalls ungeschützten *Lunaria rediviva*, die bekanntlich vorwiegend in feuchten Wäldern vorkommt ([illegible] Keimungen, sporadische Platzungen).

Ueber *Capparidaceae* vergl.: Zur Biol. d. Poll., p. 19.

Droseraceae. *Parnassia palustris* (feuchte Wiesen bei W[illegible]sjö, Schonen). Sexualorgane exponirt. Pollen sehr resistent, in dest. H_2O gewöhnlich sehr schöne und ausgiebige Schlauchbildung.

Violaceae. *Viola biflora* (feuchte Wiesen bei Åre, Jemtl.). Die Sexualorgane geschützt. Von den Pollenkörnern platzen eine

erhebliche Anzahl in dest. H_2O, allein ca. 20 % treiben normale Schläuche.

Viola odorata, *V. Riviniana*, *V. canina* (aus feuchten Localitäten in Schonen) stimmen im Wesentlichen mit *V. biflora* überein.

Ternströmiaceae. *Camellia japonica* (H. B. L.). Sexualorgane exponirt. Pollen sehr widerstandsfähig, in dest. H_2O rasche und ausgiebige Schlauchbildung.

Ueber andere Ternströmiaceen vergl.: Zur Biol. d. Poll., p. 20.

Euphorbiaceae. *Mercurialis perennis* (Buchenwald in Schonen). Anemophil, Sexualorgane exponirt. Pollen resistent, in dest. H_2O 50 % Keimungen.

Homalanthus sp. (H. B. L.). Wie *Mercurialis.*

Xylophyllum montanum (H. B. L.). Sexualorgane exponirt. Pollen resistent, in dest. H_2O aber keine Keimung.

Ueber andere Euphorbiaceen vergl.: Zur Biol. d. Poll., p. 21.

Oxalidaceae. *Oxalis Acetosella* (H. B. L.). Die Sexualorgane sind durch die bei Regenwetter schnell eintretende nickende Lage der Blüthen ziemlich gut geschützt. In dest. H_2O platzen von den Pollenkörnern 10—15 % sofort, die übrigen werden stark beschädigt; keine Keimung.

Wie *Oxalis* verhalten sich auch die untersuchten *Linum*-Arten (*Linum usitatissimum*, *L. flavum*).

Geraniaceae. *Geranium silvaticum* (Åre, Jemtl.). Die Blüthen nehmen auch hier bei Regenwetter schnell eine nickende Stellung ein, so dass die Sexualorgane nur ausnahmsweise benetzt werden. Der Pollen geht in dest. Wasser unter Explosionserscheinungen zu Grunde.

Wie *G. silvaticum* verhalten sich auch die übrigen untersuchten *Geranium*-Arten (*G. phaeum*, *G. pratense*, H. B. L.).

Balsaminaceae. Die untersuchten *Impatiens*-Arten (*I. parviflora*, *I. cristata* und *I. glanduligera*, alle aus H. B. L.), deren Sexualorgane gut geschützt sind, besitzen einen in dest. H_2O zum grossen Theile platzenden Pollen.

Aceraceae. *Acer platanoides* (H. B. L.) mit ungeschützten Sexualorganen, besitzt einen gegen Nässe ziemlich empfindlichen, in dest. H_2O nur sporadisch keimenden Pollen.

Polygalaceae. *Polygala vulgaris* (Umgebung von Lund) und *P. latifolia* (H. B. L.), deren Sexualorgane gut geschützt sind

besitzen einen gegen Nässe sehr empfindlichen, in dest. H_2O bald zu Grunde gehenden Pollen.

Celastraceae. *Evonymus verrucosus* (H. B. L.). Sexualorgane exponirt. Der Pollen bleibt in dest. H_2O mehrere Stunden unbeschädigt, keimt indessen in diesem Medium nicht; durch nachträglichen Zusatz von Rohrzucker wurde sehr ausgiebige Schlauchbildung hervorgerufen.

E. europaeus (H. B. L.) und *E. latifolius* (H. B. L.) stimmen völlig mit *E. verrucosus* überein.

Aquifoliaceae. *Ilex Aquifolium* (H. B. L.). Sexualorgane exponirt. Pollen gegen Nässe sehr resistent. Auch bei dieser Art trieben die in dest. H_2O meistens nicht keimenden Pollenkörner bei Zusatz von Rohrzucker normale Schläuche.

Ueber Crassulaceae vergl.: Zur Biol. d. Poll., p. 22.

Saxifragaceae. *Jamesia americana* (H. B. L.). Sexualorgane exponirt in den becherförmigen, mehr oder weniger aufwärts gerichteten Blüthen. Pollen resistent, in dest. H_2O viele Keimungen.

Saxifraga stellaris (Jemtl.: Storlien). Sexualorgane gänzlich ungeschützt. Der Pollen ist in dest. H_2O gewöhnlich ziemlich resistent, allein die Anzahl der gekeimten Körner sehr wechselnd, ohne dass ein Einfluss äusserer Factoren mit Sicherheit constatirt werden konnte. In manchen Kulturen wurde nur sporadische Keimung constatirt, in anderen trieben 50 % der Körner schöne Schläuche. Wie *S. stellaris* verhielten sich auch *S. oppositifolia* (Åre), *S. aizoides* (Åre) und *S. rivularis* (Norw.: Rörås), die auch bezüglich der Schlauchbildung grosse individuelle Schwankungen aufwiesen. Bei einigen in H. B. L. kultivirten *Saxifraga*-Arten (*S. decipiens*, *S. palmellata*, auch mit ungeschützten Sexualorganen) wurde überhaupt keine Keimung wahrgenommen.

Ribesiaceae. *R. Schlechtendahlii* (H. B. L.). Die Blüthen wie bei *R. rubrum*, aber die Rispen bogenförmig nach oben gerichtet, so dass die Sexualorgane mancher Blüthen exponirt werden. Nach 5 Stunden 30—40 % gekeimte Körner, die übrigen unbeschädigt.

R. divaricatum (H. B. L.). Blüthen abwärts gerichtet, aber die Staubfäden so weit aus der Blüthe hinausragend, dass sie von einfallenden Regentropfen thatsächlich benässt werden. Keimung und Resistenzfähigkeit wie bei der vorigen Art.

R. aureum (H. B. L.) mit exponirten, und *R. sanguineum* (H. B. L.) mit jedenfalls nicht gut geschützten Sexualorganen besitzen ebenfalls einen gegen Nässe resistenten, in dest. H_2O ausgiebig keimenden Pollen.

Hydrangeaceae. *Hydrangea Hortensia* (H. B. L.) und *H. arborescens* (H. B. L.). Sexualorgane exponirt. Der Pollen bleibt in dest. Wasser Stunden lang lebend, jedoch meistens ohne Schläuche zu treiben; nach einem 4stündigen Aufenthalt in dest. H_2O konnten die Körner durch Zusatz von Rohrzucker zu ausgiebiger Keimung (90 %) veranlasst werden.

Philadelphus coronarius (H. B. L.). Bei windigem, regnerischem Wetter wird das Innere der Blüthen durchnässt. Der Pollen ist oft ziemlich schlecht, die normalen Körner treiben aber rasch Schläuche, die längere Zeit (20 Stunden und mehr) lebendig bleiben.

Francoaceae. *Francoa sp.* (H. B. L.). Sexualorgane exponirt. Pollen resistent; Körner in dest. H_2O trieben bei Zusatz von Rohrzucker lange Schläuche.

Rosaceae. *Spiraea sorbifolia* (H. B. L.). Sexualorgane exponirt. Pollen reich an verkümmerten Körnern; von den normalen Körnern keimen 90 % und bleiben mehrere Stunden lebendig in dest. H_2O.

Im Wesentlichen wie *S. sorbifolia* verhalten sich auch *S. media*, *S. ceanothifolia*, *S. ulmifolia* (alle aus H. B. L.).

Rhodotypus Kerrioides (H. B. L.). Sexualorgane exponirt. In 2 Stunden ausgiebige und intensive Keimung, keine Platzung.

Kerria japonica (H. B. L.). Wie *Rhodotypus*.

Potentilla Tormentilla. Die Blüthen bleiben bei Regenwetter aufrecht und geöffnet. Feuchter Standort bei Åre (Jemtland): sehr schöne Keimung, keine einzige Platzung. Gleichzeitig an einem sehr trockenen Standorte eingesammelte Exemplare führten einen Pollen, der im Wasser grösstentheils platzte und keine einzige Keimung aufwies.

P. maculata (H. B. L.). Sexualorgane exponirt. Pollen resistent, im dest. H_2O sporadische Keimung, keine Platzung. Exemplare von einem feuchten Standort bei Åre: 50 % gekeimte Körner (in dest. H_2O).

P. atrosanguinea (H. B. L). Die Sexualorgane sind gegen Nässe gut geschützt durch Krümmungen der Blüthenschäfte und

Schliessbewegungen der Blumenblätter. Der Pollen geht in dest. H_2O grösstentheils unter Explosionserscheinungen zu Grunde.

Geum rivale (H. B. L.; Jemtl.: Åre). Sexualorgane gut geschützt innerhalb der nickenden, glockenförmigen Blüthen. Der Pollen platzt explosiv in dest. H_2O, keine einzige Keimung.

Rubus idaeus (Norw.: Meraker). Sexualorgane gut geschützt. Von den Pollenkörnern gehen ca. 90 % in dest. H_2O schnell zu Grunde, höchstens 1 % treiben normale Schläuche.

R. strigosus (H. B. L.). Sexualorgane geschützt. Nach einer Stunde sämmtliche Körner abgestorben, äusserst spärliche Keimungen.

R. plicatus Wh. (sächs. Voigtland: Nosswitz, Greiz). Sexualorgane exponirt wie bei allen schwarzfrüchtigen *Rubus*-Formen. 60—70 % der Pollenkörner sind verkümmert, die normal ausgebildeten sind gegen Nässe völlig resistent und treiben fast alle lange Schläuche in dest. H_2O.

R. thyrsanthus Focke (sächs. Voigtland: Steinicht). Von den Pollenkörnern nur ca. 1 % normal ausgebildet, diese keimen alle in dest. H_2O.

R. villicaulis Koehler (sächs Voigtland: Elsterberg). 33 % normal ausgebildete Körner; diese resistent, keimen ziemlich ausgiebig in dest. H_2O (50 %).

R. Koehleri Whe (sächs. Voigtland: Kuhberg). 50 % normal ausgebildete Körner, von denen die meisten in dest. H_2O Schläuche treiben.

R. polycarpus G. Braun (sächs. Voigtland: Elsterberg). 80 bis 90 % normal ausgebildete Körner, von denen fast alle in dest. H_2O Schläuche treiben.

R. nemoralis F. Aresch. var. *acuminatus* Lindbl. (sächs. Voigtland: Steinringel, Hohendorf). 50 % normale Körner, von diesen keimen nur ca. 10 % in dest. H_2O, die übrigen werden mehr oder weniger beschädigt.

R. Kielonensis (Thüringen: Weida). 50—60 % normale Körner; von diesen keimen höchstens 5 % in dest. H_2C, die anderen gehen in diesem Medium schnell zu Grunde.

R. oreogeton Focke (sächs. Voigtland: Görschnitz). 40 bis 45 % normale Körner; von diesen keimen ca. 20 % in dest. H_2O.

R. caesius L. (sächs. Voigtland: Elsterberg, Nosswitz). Der Gehalt an normal ausgebildeten Körnern schwankt zwischen 50 bis

90 %; von diesen keimen in dest. H_2O gewöhnlich nur 10—15 %, die übrigen sterben ziemlich rasch ab.

R. saxatilis (Jemtl.: Åre). Sexualorgane exponirt. Der Pollen ist gegen Nässe sehr resistent, 50 % der Körner keimen in dest. H_2O.

Rosa multiflora (H. B. L.). Sexualorgane gänzlich ungeschützt, die becher- oder glockenförmigen Blüthen sind auch bei andauerndem Regen aufrecht und geöffnet. Der Pollen sehr resistent, in dest. H_2O treiben 50 % der Körner gut ausgebildete Schläuche.

R. andegavensis (H. B. L.) und *R. canina* (f. *sclerophylla*, H. B. L.). Sexualorgane exponirt. Pollen resistent, in dest. H_2O aber meistens nur sporadische Keimung.

Agrimonia Eupatoria (H. B. L.). Sexualorgane exponirt. Pollen gegen Nässe empfindlich, geht in dest. H_2O grösstentheils ohne Keimung zu Grunde.

Poterium Sanguisorba (H. B. L.). Windblüthig; Sexualorgane exponirt. Pollen wie bei *Agrimonia*.

Sibbaldia procumbens (Jemtl.: Trockener Felsabhang bei Storlien). Pollen schlecht ausgebildet; keimt in dest. H_2O nur sporadisch und geht ziemlich rasch zu Grunde.

Drupaceae. Die Blüthen der untersuchten Drupaceen sind auch bei regnerischem Wetter aufrecht und weit geöffnet.

Prunus Padus (Jemtl.: Åre). Sehr gute Keimung in dest. H_2O, keine Platzung.

Mit *P. Padus* stimmen auch *P. cerasifolia* (Jena), *P. avium* (H. B. L.), *P. Pissardii* (H. B. L.) und *Amygdalus nana* (H. B. L.) überein.

Pomaceae. *Pirus.* Sämmtliche untersuchte *Pirus*-Arten (*P. prunifolia*, *P. sinaica*, *P. elaeagnifolia*, *P. salicifolia*, *P. Malus*, alle aus H. B. L.) besitzen ungeschützte Sexualorgane; der Pollen ist gegen Nässe absolut widerstandsfähig und treibt in dest. H_2O sehr schöne Schläuche (80—90 %).

Cydonia vulgaris. Sexualorgane ziemlich exponirt. Pollen grösstentheils widerstandsfähig, jedoch sporadische Platzungen.

Sorbus Aucuparia (Jemtl.: Åre). Sexualorgane völlig ungeschützt. Pollen sehr widerstandsfähig, fast alle Körner trieben gut entwickelte Schläuche.

Crataegus Oxyacantha. Ungeschützt. Von den Körnern treiben in dest. H_2O ca. 90 % sehr gut ausgebildete Schläuche.

Cotoneaster vulgaris (H. B. L.). Sexualorgane geschützt innerhalb der nickenden, trichterförmigen Blüthen. Pollen gegen Nässe empfindlich, in Wasser nur sporadische Keimung.

Loasaceae. *Bartonia sp.* Sexualorgane exponirt. Pollen grösstentheils schlecht ausgebildet, die tauglichen Körner treiben in dest. H_2O schöne Schläuche.

Loasa bryoniaefolia. Sexualorgane geschützt, Pollen empfindlich.

Lythraceae. *Cuphea strigosa* (H. B. L). Aus den horizontal gerichteten Blüthen ragen die sich auf der oberen Seite öffnenden Antheren weit hervor. — Pollen zum grössten Theile widerstandsfähig, in dest. H_2O ausgiebige Schlauchbildung.

Melastomaceae. *Centradenia floribunda* (H. B. L.). Sexualorgane exponirt. Der Pollen durchaus resistent, in dest. H_2O ausgiebige Schlauchbildung.

Medinilla magnifica (H. B. L.). Ungeschützt. Pollen schlecht ausgebildet, die normalen Körner keimen gut in dest. H_2O.

Clidemia vittata. Wie *Medinilla.*

Onagrariaceae. *Fuchsia procumbens* (H. B. L.). Blüthen aufrecht, becherförmig; Sexualorgane gänzlich ungeschützt. Nach 6 Stunden sporadische Platzungen in dest. H_2O, jedoch die überwiegende Mehrzahl lebend; 20—30 % gut ausgebildete Schläuche.

F. globosa und *F. coccinea.* Mit ziemlich gut geschützten Sexualorganen, besitzen einen in H_2O rasch zu Grunde gehenden Pollen.

Epilobium origanifolium (Jemtl.: Åre). Die becherförmigen Blüthen sind bei regnerischem Wetter meistens horizontal gerichtet, so dass die Sexualorgane gegen Nässe geschützt sind. Der Pollen geht in dest. H_2O ziemlich rasch zu Grunde.

E. angustifolium (H. B. L.). Sexualorgane exponirt. Der Pollen platzt explosiv in dest. H_2O. In Zuckerlösungen fast momentane Keimung.

Halorageidaceae. *Myriophyllum spicatum* (Kungsmarken bei Lund). Anemophil. Sexualorgane exponirt. Pollen gegen Nässe sehr resistent, in dest. H_2O ausgiebige Keimung (50 %).

Cornaceae. *Cornus sanguinea* (H. B. L.). Sexualorgane ungeschützt wie bei den übrigen *Cornus*-Arten. Die Pollenkörner bleiben in dest. H_2O Stunden lang lebend, keimen aber nur sporadisch.

C. Mas (Lund, Jena). Der Pollen ist völlig resistent und treibt zahlreiche Schläuche in dest. H_2O.

C. suecica (ziemlich trockener Standort bei Åre, Jemtl.). Der Pollen keimt ausgiebig in dest. H_2O (30—40 %), aber eine nicht geringe Anzahl der Körner gehen in diesem Medium platzend zu Grunde.

Umbelliferae. Die Sexualorgane der Umbelliferen sind durchgängig ungeschützt, allein der Pollen meistens gegen Nässe sehr empfindlich, so dass die Mehrzahl der Körner in dest. H_2O ziemlich rasch zu Grunde gehen[1]). Die Beeinflussung der Widerstandsfähigkeit durch den Feuchtigkeitsgehalt der Luft tritt innerhalb dieser Familie recht klar hervor. Das eine Extrem wird repräsentirt z. B. von dem submers vegetirenden *Helosciadum inundatum* (Schonen: Teiche bei Kullaberg), dessen unmittelbar oberhalb der Wasserfläche befindlichen Blüthen einen widerstandsfähigen, in dest. H_2O Stunden lang lebendig bleibenden (aber nicht keimenden) Pollen besitzen. Das andere Extrem bilden z. B. die auf trockenen Sandfeldern wachsenden *Eryngium*-Arten (*E. maritimum*, *E. amethystinum* u. s. w.), deren Pollen in dest. H_2O unter Explosionserscheinungen zu Grunde geht. Zwischen diesen beiden Extremen finden sich, je nach dem Standorte, allerlei Uebergänge.

Ericaceae. Der Pollen der untersuchten Ericaceen ist im Allgemeinen sehr widerstandsfähig gegen Nässe und zwar auch dann, wenn die Sexualorgane geschützt sind.

Azalea procumbens (Jemtl.: Areskutan; Storlien). Die trichterförmigen Blüthen sind bei dieser Art immer aufrecht, so dass bei Regen eine Benetzung der Sexualorgane unvermeidlich ist. Der Pollen sehr resistent, in dest. H_2O schöne Keimungen.

Einen sehr resistenten, in dest. H_2O gut keimenden Pollen besitzen auch *Myrtillus nigra* (H. B. L.), *Andromeda polifolia* (Jemtl.: Storlien, 100 % gekeimte Körner), *A. hypnoides* (Norw.: Fangfjellet) *Phyllodoce caerulea* (Jemtl.: Åreskutan, 90 % gekeimte Körner).

Diapensiaceae. *Diapensia lapponica* (Jemtl.: Åreskutan; Norw.: Meraker). Sexualorgane ziemlich ungeschützt. Der Pollen sehr widerstandsfähig, in dest. H_2O ausgiebige Keimung.

---

1) Auch in Zuckerlösungen ist der Pollen der Umbelliferen nicht zum Keimen zu bringen. Vergl. Molisch, Zur Phys. d. Pollens, p. 428.

Primulaceae. *Primula Auricula* (H. B. L.). Sexualorgane gänzlich ungeschützt. Der Pollen keimt sehr ausgiebig und bleibt stundenlang lebend in dest. H_2O.

P. officinalis (Jena, H. B. L.). Von plötzlichen Regengüssen werden die Sexualorgane öfters benetzt, wenn auch bei andauerndem Regen sich die Blüthen abwärts richten. Bei feuchter Witterung ist der Pollen gegen Nässe sehr widerstandsfähig und keimt ausgiebig in dest. H_2O; bei trockenem Wetter platzen viele Körner und Schläuche werden überhaupt nicht gebildet in dest. H_2O. — Von *P. elatior* gilt dasselbe wie von *P. officinalis*.. — Ein Unterschied zwischen den longistylen und brevistylen Formen konnte von vornherein kaum erwartet werden und wurde auch nicht constatirt.

Primula farinosa (Lund), *P. sibirica* (H. B. L.) und *P. stricta* (Norw.: Röros), deren Sexualorgane entgegen den Angaben von Kerner[1]) bei Regenwetter thatsächlich benetzt werden, führen einen völlig widerstandsfähigen, aber in dest. H_2O nur sporadisch keimenden Pollen.

Primula japonica (H. B. L.). Die Sexualorgane der meisten Blüthen sind gut geschützt innerhalb der horizontal gerichteten röhrenförmigen Blüthen. Der Pollen gegen Nässe empfindlich, die meisten Körner nach 2 Stunden abgestorben. Wie *P. japonica* verhält sich auch *P. corthusoides*.

Trientalis europaea (Fichtenwald bei Åre, Jemtl.). Sexualorgane exponirt[2]). Der Pollen nach achtstündigem Aufenthalt in dest. H_2O noch unbeschädigt; 10% gekeimte Körner.

Ueber andere Primulaceen vergl.: Zur Biol. d. Poll., p. 24.

Plumbaginaceae. Die Mehrzahl der untersuchten Plumbaginaceen besitzen ungeschützte Sexualorgane, aber einen gegen Nässe sehr empfindlichen Pollen, der in dest. H_2O meistens unter Explosionserscheinungen zu Grunde geht. Untersucht wurden *Armeria elongata*, *A. splendens*, *A. canescens*, *A. dianthoides*, *Statice coccinea*, *S. latifolia*, *S. grandiflora*, *S. tatarica*, *S. tomentella*, *Plumbago zeylanica*, *P. mexicana*, alle aus dem botanischen Garten zu Lund.

---

1) Pflanzenleben, Bd. II, p. 100.

2) Wenn *Trientalis* an schattigen Orten wächst, so nehmen die Blüthen bei Regenwetter eine nickende Stellung ein, wodurch die Sexualorgane einigermassen geschützt werden; wächst aber die Pflanze an offenen, trockenen Standorten, unterbleiben die ombrophoben Krümmungen, weil sich im Blüthenschaft ein verholzter Sklerenchymring ausgebildet hat, und trotzdem fruchtet die Pflanze an solchen Localen sehr gut.

Polemoniaceae. *Polemonium coeruleum* (Jemtl.: Åre). Die Blüthen nehmen bei regnerischem Wetter ziemlich schnell eine nickende Stellung ein. Der Pollen geht im Wasser rasch zu Grunde.

Phlox divaricata. Sexualorgane gut geschützt. Der Pollen gegen Nässe sehr empfindlich.

Convolvulaceae. *Convolvulus arvensis* (Lund). Die Sexualorgane werden wenigstens bei plötzlichem Regen benetzt. Der Pollen ist gegen Nässe empfindlich und geht in dest. H_2O ohne Keimung zu Grunde.

Boraginaceae. *Cerinthe aspera* (H. B. L.). Sexualorgane geschützt im Schlunde der horizontal gerichteten Blüthen. Der Pollen geht in dest. H_2O schnell zu Grunde.

Omphalodes verna (H. B. L.). Sexualorgane geschützt. Pollen sehr empfindlich gegen Nässe, in dest. H_2O keine Keimung.

Pulmonaria officinalis (feuchter Buchenwald in Schonen). Sexualorgane exponirt. In dest. H_2O sporadische Platzungen, allein die Mehrzahl der Körner resistent; 10—20% Keimungen. — Die longi- und brevistylen Formen zeigen bezüglich der Widerstandsfähigkeit des Pollens keine Differenzen.

Ueber andere Boraginaceen vergl.: Zur Biol. d. Poll., p. 26.

Scrophulariaceae. *Scrophularia vernalis* (H. B. L.). Die Sexualorgane ragen ziemlich weit aus den eiförmigen Blüthen heraus. Der Pollen ist ziemlich resistent und zeigt in dest. H_2O betrachtliche Keimung (20%).

Scroph. nodosa (H. B. L.). Sexualorgane geschützt innerhalb der lippenförmigen Blüthen. Der Pollen platzt explosiv in dest. H_2O.

Pedicularis palustris (Umgebung von Lund). Staubfäden gut geschützt, Narbe exponirt. Der Pollen bleibt wenigstens eine halbe Stunde unbeschädigt in dest. H_2O, stirbt aber grösstentheils ab ohne wirkliche Schläuche getrieben zu haben.

Wie *Ped. palustris* verhalten sich auch *P. lapponica* (Jemtl.: Åre) und *P. Oederi* (Jemtl.: Storlien).

Ueber andere Scrophulariaceen sowie über die Solanaceen vergl.: Zur Biol. d. Poll., p. 26.

Gesneraceae. Alle untersuchten Gesneraceen, von denen die meisten geschützte Sexualorgane besitzen, führen einen gegen Nässe resistenten, in dest. H_2O ausgiebig keimenden Pollen (Arten von

Gesnera, Streptocarpus, Isoloma, Columnea, Achimenes, Tydaea u. s. w.)

Acanthaceae. Die Acanthaceen besitzen vorwiegend einen empfindlichen Pollen und zwar gleichgültig, ob ihre Sexualorgane exponirt (*Eranthemum nervosum, Goldfussia isophylla, Schaueria calycotricha*) oder geschützt sind (*Justicia formosa, Acanthus mollis, Fittonia sp.* u. s. w.).

Plantaginaceae. Der Pollen der untersuchten *Plantago*-arten (*P. media, major, lanceolata, maxima, acanthophylla*) ist unter normalen Vegetationsbedingungen ziemlich resistent und platzt nur sporadisch in dest. H_2O. Vergl. übrigens p. 245.

Lentibulariaceae. *Pinguicula vulgaris* (Umgebung von Lund). Sexualorgane gut geschützt; Pollen explosiv platzend in dest. H_2O. — *P. alpina* (Norw.: Rörås) wie vorige Art.

Labiatae. *Ajuga reptans* (H. B. L.). Staubfäden aus dem Kronenschlunde hinausragend. Der Pollen platzt nicht und keimt meistens ziemlich gut in dest. H_2O. Nach einigen sehr trockenen Junitagen keimte kein einziges Korn.

Galeobdolon luteum (Buchenwald in Schonen). Sexualorgane geschützt. Der Pollen stirbt rasch in dest. H_2O, keine Keimung.

Stachys grandiflora (H. B. L.). Wie vorige Art.

Salvia Regeliana und *S. coccinea* (H. B. L.). Der Griffel ragt ziemlich weit aus der horizontal gerichteten lippenförmigen Blüthe hervor. Der Pollen gegen Nässe sehr empfindlich, sämmtliche Körner nach einer Stunde ohne Keimung gestorben.

Origanum vulgare (H. B. L.), *Plectranthus glaucocalyx* (H. B. L.) *Monarda fistulosa*, sämmtliche mit exponirten Sexualorganen, besitzen einen in dest. H_2O ohne Keimung rasch zu Grunde gehenden Pollen.

Teucrium pyrenaicum (feuchter Standort bei Lund). Sexualorgane ungeschützt. Pollen ziemlich resistent, viele Keimungen, allein sämmtliche Körner nach 4 Stunden abgestorben.

Coleus barbatus (feuchtes Warmhaus), Ungeschützt. Pollen ziemlich resistent, aber in dest. H_2O. nicht keimend.

Gentianaceae. *Erythraea litoralis* (Meeresufer in Schonen). Ungeschützt. Körner resistent, aber nur sporadische Keimung.

Swertia perennis (H. B. L.). Wie *Erythraea*.

Gentiana nivalis (Rörås, Norwegen). Sexualorgane exponirt. Der Pollen immer gegen Nässe resistent, allein die Keimfähigkeit in dest. H_2O wechselnd zwischen 100—10%.

G. Pneumonanthe (Kungsmarken bei Lund). Ungeschützt. Pollen meistens sehr schlecht ausgebildet, die normalen Körner keimen gut in dest. H_2O.

Ueber andere *Gentiana*-Arten vergl.: Zur Biol. d. Poll., p. 27.

Menyanthes trifoliata. Sexualorgane exponirt. Die Ausbildung des Pollens wird bei dieser Art auffallend stark von der Luftfeuchtigkeit beeinflusst. Der am 21. Mai 1897 im botanischen Garten in Lund eingesammelte Pollen erwies sich völlig resistent und trieb in dest. H_2O zahlreiche lange Schläuche (60—70%), während der kurz vorher — am 19. Mai — nach einigen sehr trockenen Tagen gesammelte Pollen in dest. H_2O ohne Keimung zu Grunde ging. Ganz analoge Beobachtungen wurden bei Åre und Meraker gemacht.

Apocynaceae. *Lochnera rosea* (H. B. L.) und *Amsonia salicifolia* (H. B. L.), beide mit gut geschützten Sexualorganen, besitzen einen in dest. H_2O explosiv platzenden Pollen.

Campanulaceae. *Campanula macrantha* (H. B. L.). Die Mehrzahl der glockenförmigen Blüthen sind aufrecht, so dass die Sexualorgane exponirt werden. Der Pollen bleibt in dest. H_2O [illegible] Stunden lang lebend, doch ohne zu keimen; durch nachträglichen Zusatz von Rohrzucker wurde ausgiebige Schlauchbildung hervorgerufen.

C. gorgonica (H. B. L.). Sexualorgane gänzlich ungeschützt. Pollen in dest. H_2O mehrere Stunden unbeschädigt.

Codonopsis sp. (H. B. L.). Der in den nickenden glockenförmigen Blüthen gut geschützte Pollen platzt massenhaft in dest. H_2O; keine Keimung.

Phyteuma Scheuchzeri (H. B. L.). Sexualorgane exponirt. Pollen resistent, in dest. H_2O sporadische Keimung. Ueber andere Campanulaceen sowie über Lobeliaceen vergl.: Zur Biol. d. Poll., p. 28.

Galiaceae. *Galium aristatum* (H. B. L.). Sexualorgane ungeschützt. Der Pollen geht im Wasser schnell zu Grunde; keine Keimung. — Der Pollen der anderen untersuchten Galiaceen (*Galium Aparine*, *G. verum*, *G. boreale*, *Asperula odorata*, *Rubia lucida*, alle aus H. B. L.) ist auch gegen Nässe recht empfindlich, obwohl die Sexualorgane durchgängig ungeschützt sind.

Cinchonaceae. *Pentas carnea* (H. B. L.). Sexualorgane ponirt. Der Pollen bleibt in dest. H_2O Stunden lang lebend und ibt zahlreiche Schläuche.

Rondeletia speciosa (H. B. L.) und *Hamelia patens*, mit ziemh schlecht geschützten Sexualorganen, besitzen einen sehr resinten Pollen, der in dest. H_2O zahlreiche Schläuche treibt.

Caprifoliaceae. *Sambucus nigra* (H. B. L.) und *S. racemosa* B. L.). Sexualorgane ungeschützt. Pollen gegen Nässe völlig istent; keimt in dest. H_2O nur sporadisch, dagegen sehr ausbig, wenn die im Wasser befindlichen Körner mit Rohrzuckerung behandelt werden.

Die untersuchten *Viburnum*-Arten (*V. Opulus*, *V. nitidum*, *cassinoides*, aus H. B. L.), deren Sexualorgane exponirt sind, sitzen alle einen gegen Nässe resistenten Pollen, der in dest. O entweder sofort oder bei nachträglichem Zusatz von Rohrcker Schläuche treibt.

Ueber ***Dipsaceae*** und ***Valerianaceae*** vergl.: Zur Biol. d. ll., p. 27, 28.

Compositae. Die an trockenen Standorten wachsenden ompositen besitzen, gleichgültig ob ihre Sexualorgane geschützt ind oder nicht, meistens einen gegen Nässe empfindlichen Pollen, ler in dest. H_2O ohne Keimung zu Grunde geht. Merkbar esistenter zeigte sich der Pollen einiger an feuchten, schattigen Stellen wachsenden Arten von *Petasites* (*P. alba*, Schonen, *P. frigida*, Åre, Jemtland) und *Tussilago* (*T. Farfara*, Schonen); der Pollen dieser Arten blieb in dest. H_2O Stunden lang unbeschädigt, brachte es aber nie zur Schlauchbildung[1]).

---

1) Auch für die Compositen ist es mir ebensowenig wie Molisch gelungen, eine Keimung in künstlichen Nährlösungen hervorzurufen, obwohl die verschiedensten Kulturflüssigkeiten geprüft wurden.

Zweiter Abschnitt.

Capitel VI.

Die Reservestoffe des anemophilen Pollens.

Das Vorkommen von Stärke.

Ueber das Vorkommen von Stärke in den Pollenkörnern finden sich schon in der älteren botanischen Literatur streitige Angaben. Während Schleiden[1]) angiebt, dass alle unter Wasser blühende Pflanzen einen stärkereichen Pollen besitzen, sollen nach Fritzsche[2]) alle Pollenkörner Oel und nur wenige Stärke enthalten, und nach Meyen[3]) ist Stärke im Pollen eine grosse Seltenheit, so dass „unter Millionen Körnern sich ein einzelnes findet, welches Amylum enthält".

Diese Angaben von Meyen und Fritzsche sind dann von Nägeli[4]) dahin berichtigt worden, dass das Amylum allerdings bei der Mehrzahl der Phanerogamen im reifen sowie im unreifen Pollen gänzlich fehlt, dass es aber auch Pollen giebt, welche bei der Reife normal Stärke enthalten. Aus der letzteren Kategorie werden dann 21 Pflanzen namhaft gemacht. Nägeli hebt indessen selbst hervor, dass aus seinen wenigen Beobachtungen noch kein Schluss auf das Vorkommen und den Mangel der Stärke bei den verschiedenen natürlichen Ordnungen gezogen werden könne, doch scheint es ihm, als ob es sich damit wie bei den Samen verhalte, und als ob die Gymnospermen und Monokotylen mehr zu Amylumbildung geneigt seien als die Dikotylen.

Beiläufige Angaben über Vorkommen von Stärke in Pollenkörnern werden dann gemacht von Elfving[5]) (*Acorus gramineus*, *Typha angustifolia*, *Sparganium ramosum*, *Andropogon campanus*, *Bromus erectus*, *Lolium temulentum*, *Avena elatior*, *Gaudinia*

---

1) Beiträge zur Kenntniss der Ceratophylleen. Linnaea. Bd. 11 (1837), p. 520.

2) Ueber den Pollen. Mém. présent. à l'académie impériale d. science de St. Petersbourg. p. 670 ff.

3) Neues System der Pflanzenphysiologie, Bd. III, p. 190.

4) Pflanzenphysiologische Untersuchungen. Die Stärkekörner, p. 388—389.

5) Studien über die Pollenkörner der Angiospermen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., 1879, Bd. [illegible]

fragilis, Koeleria valesiaca, Heleocharis palustris, Carex vulpina, Cyperus badius) und von Mangin[1]) (*Betula, Iris Pseudacorus, Carpinus, Corylus, Papaver, Platanus*). Auch von Goebel[2]) wird hervorgehoben, dass die Pollenkörner öfters Amylumkörner enthalten.

Nach alledem ist es wohl nicht ganz richtig, wenn Molisch in seiner interessanten und anregenden Arbeit über die Physiologie des Pollens den Ausspruch macht, es werde auf Grund der Untersuchungen Nägeli's allgemein angenommen, dass in Pollenkörnern Stärke nur sehr selten vorkommt. Von Interesse ist dagegen die von Molisch durch Anwendung verbesserter Untersuchungsmethoden constatirte Thatsache, dass Vorkommen von Stärke im Pollen nicht als ein seltenes, sondern geradezu als ein häufiges zu bezeichnen ist. Unter 101 Pflanzen, die von Molisch ohne Auswahl geprüft wurden, erwiesen sich etwa die Hälfte bezüglich des Pollens stärkehaltig.

Untersucht man näher die von Molisch gegebene Tabelle, so fällt es auf, dass — abgesehen von einer Palme — sich unter den Pflanzen mit stärkefreiem Pollen keine einzige Anemophile findet, während von den Arten mit stärkehaltigem Pollen etwa die Hälfte aus anemophilen Pflanzen gebildet wird. Auch die Thatsache, dass die meisten von Elfving und Mangin angeführten Pflanzen mit stärkehaltigem Pollen Windblüthler sind, legt den Verdacht nahe, dass es sich hier wirklich um eine Gesetzmässigkeit handelt. Schon ehe ich mit den erwähnten Arbeiten näher bekannt wurde, war es mir aufgefallen, dass die Pollenkörner der Anemophilen mit wenigen Ausnahmen stärkehaltig sind, und zwar erwies sich der Stärkegehalt so reichlich, dass, wie es in der ersten Mittheilung angegeben wurde[3]), die Pollenkörner meistens von Stärkekörnern ganz erfüllt sind. Fortgesetzte Beobachtungen haben die Richtigkeit dieser Angabe, insofern sie sich auf die nordeuropäische Flora bezieht, nur bestätigt. Ehe ich auf die Frage eingehe, ob und in welcher Weise diesem Verhältnisse eine biologische Bedeutung zukommt, dürfte es angemessen sein, die betreffenden Belege mitzutheilen. Die in dem folgenden Verzeichniss aufgenommenen

1) Recherches sur le Pollen. Bull. de la Société botan. de France, Tome 33, 1886, p. 517.

2) Grundzüge der Systematik und speciellen Pflanzenmorphologie, p. 414.

3) l. c., p. 31.

Windblüthler stammen theils aus den botanischen Gärten in Berlin und Jena, grösstentheils aber aus verschiedenen Gegenden in Schweden; auch sind einige Angaben, die gelegentlich von anderen Autoren über den Stärkegehalt des Pollens gemacht worden, hier gleichfalls aufgenommen, die Literaturquelle ist dann immer angegeben. — Im Folgenden bedeutet v. St.: dass die Pollenkörner der betreffenden Art reichliche Stärkemengen enthalten; Arten mit stärkefreien Pollenkörnern sind durch gesperrten Druck hervorgehoben.

Cycadeae.

Nach den übereinstimmenden Angaben von Treub[1]) und Jurányi[2]) enthalten die Pollenkörner der Cycadeen (*Zamia muricata*, *Z. furfuracea* und *Ceratozamia longifolia*) in unreifem Zustande viel Stärke, die aber später verschwindet, so dass die reifen Pollenkörner stärkefrei sind. — Selbst habe ich keine Gelegenheit gehabt, Cycadeenpollen zu untersuchen.

Coniferae.

Pinus silvestris	v. St.	*Taxus baccata*	v. St.
„ *Laricio*	„	*Juniperus communis*	„
Larix europaea	„		

Juncagineae.

Triglochin palustre v. St.

Potamogetoneae.

Potamogeton perfoliatus	v. St.	*Potamogeton praelongus*	v. St.
„ *natans*	„	„ *rufescens*	„
„ *crispus*	„	„ *lucens*	„

Juncaceae.

Juncus articulatus	v. St.	*Juncus castaneus*	v. St.
„ *balticus*	„	„ *biglumis*	„
„ *glaucus*	„	*Luzula campestris*	„
		„ *multiflora*	„

1) Recherches sur les Cycadées. Annales du jardin bot. de Buitenzorg. Vol II, p. 36.

2) Beiträge zur Kenntniss der Pollenentwickelung der Cycadeen und Coniferen. Botan. Zeitung 1882, Sp 840.

Cyperaceae.

ticus	v. St.	*Carex Goodenoughii*	v. St.
:ans	"	" *acuta*	"
timus	"	" *glauca*	"
ıitosus	"	" *panicea*	"
vaginatam	"	" *vaginata*	"
latifolium	"	" *montana*	"
alpinum	"	" *ericetorum*	"
angustifolium	"	" *flava*	"
ıalustris	"	" *hirta*	"
a	"	" *vesicaria*	"
·ia	"	" *ampullacea*	"
a	"	" *binervis*	"
tosa	"	" *tomentosa*	"
	"	*Cyperus badius* (Elfving)	"

Gramineae.

	v. St.	*Avena pratensis*	v. St.
a	"	*Aira flexuosa*	"
or	"	*Corynephorus canescens*	"
·a	"	*Holcus mollis*	"
ıdinacea	"	*Milium palmaefolium*	"
is	"	*Agrostis stolonifera*	"
nsis	"	" *alba*	"
lis	"	*Calamagrostis arundinacea*	"
	"	*Phleum pratense*	"
	"	" *arenarium*	"
	"	" *alpestre*	"
	"	*Psamma arenaria*	"
	"	*Anthoxanthum odoratum*	"
'ans	"	*Triticum repens*	"
·tabilis	"	" *caninum*	"
ıerata	"	*Secale cereale*	"
ılea	"	*Lolium temulentum*	"
ıca	"	*Nardus stricta*	"
·istatus	"	*Hordeum distichum*	"
	"	" *murinum*	"
.	"	*Elymus arenarius*	"

Palmae.

Phoenix leonensis (Molisch): stärkefrei.

Typhaceae.

Sparganium ramosum	v. St.	*Typha angustifolia*	v. St.
" *simplex*	"	" *latifolia*	"

Salicineae.

Populus tremula	v. St.	*Populus candicans*	v. St.

Betulaceae.

Alnus barbata	v. St.	*Betula fruticosa*	v. St.
" *incana*	"	" *verrucosa*	"
" *glutinosa*	"	" *odorata*	"
" *viridis*	"	" *nana*	"
Betula lenta	"		

Corylaceae.

Corylus Avellana	v. St.	*Carpinus Betulus*	v. St.
" *tubulosa*	"		

Cupuliferae.

Quercus Robur: Körner stärkehaltig, aber in manchen Körnern nur geringe Quantitäten.

Juglandaceae.

Juglans regia: viele Körner stärkefrei.

Ulmaceae.

Ulmus campestris: v. St.

Urticaceae.

Urtica urens	v. St.	*Urtica pilulifera*	v. St.
" *dioica*	"		

Cannabineae.

Humulus Lupulus	v. St.	*Cannabis sativa:* manche Körner stärkehaltig, aber die Mehrzahl stärkefrei.	

Polygoneae.

x crispus	v. St.	*Rumex maritimus*	v. St.
obtusifolius	„	„ *Acetosa*	„
domesticus	„	„ *Acetosella*	„
conglomeratus	„	„ *scutatus*	„
sanguineus	„	*Oxyria digyna*	„

Chenopodiaceae.

)ie Chenopodiaceen werden von Kirschner, Warming u. a. indblüthig, von Volkens[1]) dagegen für insectenblüthig ge- . Der Pollen der untersuchten *Chenopodium-* und *Atriplex-* *(Ch. Bonus Henricus, Vulvaria, Quinoa; A. patula)* ist reich ärke.

Ranunculaceae.

:trum *minus*	v. St.	*Thalictrum glaucum*	v. St.
„ *flavum*	„	„ *alpinum*	„
„ *kemense*	„	„ *simplex*	„

Euphorbiaceae.

urialis perennis	v. St.	*Ricinus communis:* die meisten Körner stärkefrei.
„ *annua*	„	

Buxaceae.

ıs sempervirens	v. St.	*Buxus arborescens*	v. St.

Aceraceae.

Negundo v. St.

Platanaceae.

Platanus sp. (Mangin) v. St.

Rosaceae.

Poterium Sanguisorba v. St.

Haloragidaceae.

iophyllum spicatum	v. St.	*Myriophyllum verticillatum*	v. St.
„ *alterniflorum*	„		

[1]) Volkens in Engler u. Prantl: Die natürl. Pflanzenfamilien, III. Theil, 1. a, p. 47 (Chenopodiaceae).

Ericaceae.

Erica vulgaris v. St.

Plantagineae.

Plantago lanceolata	v. St.	*Plantago acanthophylla*	v. St.
" *media*	"	" *maxima*	"
" *major*	"		

Oleaceae.

Fraxinus excelsior v. St.

In der vorstehenden Tabelle sind etwas mehr als 150 Windblüthler aufgenommen, die sich auf 72 Gattungen und 29 Familien vertheilen. Die meisten sind in Skandinavien einheimische oder wenigstens gut naturalisirte Arten und diese führen alle einen sehr stärkereichen Pollen; die wenigen Windblüthler, welche einen stärkefreien oder stärkearmen Pollen ausbilden, sind tropische oder subtropische Formen (*Cycadeae, Palmae, Ricinus, Cannabis, Juglans*).

Wenn wir einstweilen von den letzterwähnten wenigen Ausnahmen absehen, so erhebt sich die Frage, welche Bedeutung wir dem constanten Vorkommen von Stärke im anemophilen Pollen zuschreiben können. Vom biologischen Gesichtspunkte erscheint beim ersten Blicke dieser Stärkegehalt des Windblüthlerpollens etwas befremdend, besonders wenn wir sehen, dass in dem entomophilen Pollen die stickstofffreien Reservestoffe meistens als Oel aufgespeichert sind. Bekanntlich enthält ein bestimmtes Volumen Stärke ungefähr ebenso viel Kohlenstoff als das gleiche Volumen Fett, allein das erstere ist dabei ca. 1,7 mal so schwer als letzteres; das Fett ist also bei gleichem Volum und Nährwerth ein viel leichterer Baustoff als Stärke. Demgemäss findet man, wie Haberlandt[1]) hervorgehoben hat, dass die mit Flugorganen versehenen Samen und Früchte mit wenigen Ausnahmen ölhaltig sind, wodurch eine Verringerung des specifischen Gewichtes und demgemäss eine gesteigerte Verbreitungsfähigkeit erzielt wird. Stärkehaltige Samen findet man dagegen nach Haberlandt entweder bei den Wassergewächsen, deren Samen nach erfolgter Verbreitung und nachdem sich der Schwimmapparat mit Wasser vollgesogen hat, um so sicherer den Grund des Gewässers erreichen, je grösser ihr specifisches

1) Physiologische Pflanzenanatomie, 2. Aufl., p. 365.

Gewicht ist, oder aber bei solchen Pflanzen, deren Samen sehr gross sind und wo also die sauerstoffarmen Fette den für ihre Oxydation nöthigen Sauerstoff nicht schnell genug erreichen würden.

Bei den Pollenkörnern finden sich nun gerade die entgegengesetzten Verhältnisse. Die Pollenkörner der Windblüthler, welche von dem leisesten Hauch fortgeführt werden, strotzen von Stärke, während der entomophile Pollen, der von den energischen Bienen und Schmetterlingen weggeschleppt wird, den stickstofffreien Reservestoff als Oel enthält. Es erscheint demnach aussichtslos, den Stärkegehalt des anemophilen Pollens mit der Verbreitungsweise unmittelbar in Verbindung zu bringen.

Immerhin wäre es ja möglich, dass das Vorkommen von Stärke indirect in irgend welcher Beziehung zur Verbreitungsweise des anemophilen Pollens stände. In allen Fällen, wo der anemophile Pollen auf reducirende Zuckerarten geprüft wurde, erwies sich der Gehalt an Zucker entweder äusserst gering oder gleich Null. Dagegen ist durch die Untersuchungen von Green[1]) und Mangin[2]) bekannt, dass der Pollen der Entomophilen unter Umständen erhebliche Zuckerquantitäten führt. Man könnte nun vielleicht geneigt sein, die Bedeutung der Anemophilenstärke in der osmotischen Wirkungslosigkeit zu erblicken und zwar in der Weise, dass die totale Ueberführung des osmotisch wirkenden Zuckers in unlösliche Stärke ein Mittel wäre, um die Wasserabgabe des reifenden Pollens zu erleichtern. Die grössere Schwere der Stärke würde vielleicht in dieser Weise durch ein Minus im Wassergehalt compensirt werden. Directe Bestimmungen des Wassergehalts im ausstäubenden Pollen haben indess die Unzulänglichkeit einer solchen Annahme völlig erwiesen, indem sich das etwas überraschende Resultat herausstellte, dass sowohl entomo- wie anemophile Körner ungefähr denselben Wassergehalt haben[3]).

Es verlieren beispielsweise bei 100° C.:

Alnus viridis	10,01 %	Wasser,
Buxus sempervirens . .	9,00 „	„
Carex vesicaria	11,45 „	„

1) Philosoph. Transact. 1894, Bd. 185, p. 385.

2) l. c., p. 514

3) Die in den Text aufgenommenen Zahlen beziehen sich auf bei sonnigem Wetter ausgestäubten und sofort untersuchten Pollen. Beim Liegen an der Luft verlieren die Pollenkörner durch Transpiration nicht unerhebliche Wasserquantitäten.

Salix alba	11,22 %	Wasser,
Narcissus poeticus . .	11,70 „	„
Betula lenta	11,34 „	„

Es spricht also Alles dafür, dass der anemophile Pollen wirklich schwerer ist als der entomophile. Allerdings habe ich keine Bestimmungen der specifischen Gewichte machen können, weil mir ein Volumenometer nicht zur Verfügung stand und die gewöhnlichen, auf Verdrängung von Flüssigkeiten gegründeten Methoden aus leicht ersichtlichen Gründen hier nicht verwendet werden konnten. Da indessen, abgesehen von Stärke und Oel, die sonstigen Bestandtheile der Pollenkörner dieselben sind (Cellulose, Eiweiss) und der Wassergehalt ebenfalls der gleiche ist, kann es nicht bezweifelt werden, dass die anemophilen Körner wirklich schwerer sind wie die meisten entomophilen, was auch von der Schnelligkeit, womit erstere in Wasser heruntersinken, bestätigt wird. Eine directe Beziehung zwischen der Verbreitungsweise des anemophilen Pollens und seinem reichlichen Gehalt an Stärke kann demnach nicht angenommen werden. Ebensowenig kann die osmotische Wirkungslosigkeit der Stärke mit der Widerstandsfähigkeit des anemophilen Pollens gegen Nässe in Verbindung gebracht werden; ich verweise in Bezug auf diesen Punkt auf das, was in der ersten Mittheilung geäussert wurde[1]).

Uebrigens liegt der stoffliche Gegensatz zwischen dem anemophilen und dem entomophilen Pollen weniger darin, dass die einen Stärke und die anderen Zucker führen, sondern darin, dass die einen Stärke und die anderen vorzugsweise Oel als stickstofffreien Reservestoff enthalten. Als ich seiner Zeit in Jena meine diesbezüglichen Befunde dem Herrn Prof. Stahl auseinandersetzte, skizzirte mir Prof. Stahl folgende Erklärung, die er natürlich nur als eine näher zu prüfende Möglichkeit hinstellte: die Bedeutung der Stärke liege vielleicht darin, dass dieselbe sehr schnell in Zucker verwandelt werden könne und somit eine rasche Schlauchbildung ermögliche, was für die auf den exponirten Narben der Anemophilen keimenden Pollenkörner von grösster Bedeutung sein müsse, das Oel, das bei der Umwandlung in Kohlehydrate jedenfalls tiefgreifende Spaltungen untergehen muss, wäre für die in geschützter Lage keimenden Entomophilenkörner reservirt. So bestechend diese

1) Zur Biologie des Pollens, p. 31—33.

Erklärung auch erscheint, so glaube ich kaum, dass sie ausreichend ist; denn ebenso wie die Widerstandsfähigkeit gegen Nässe, scheint auch die Schnelligkeit der Keimung von dem Auftreten der Stärke völlig unabhängig zu sein. Die am schnellsten keimenden Pollenkörner, die ich überhaupt gesehen habe — die Körner von *Impatiens parviflora* und *I. noli tangere* — treiben in 2—3 Minuten lange Schläuche und führen dabei grosse Mengen von Oel und nur winzige Stärkequantitäten, andere gleichartige Fälle zu verschweigen.

Die biologische Bedeutung der Stärke im anemophilen Pollen liegt wahrscheinlich auf einem ganz anderen Gebiete — auf dem ökonomischen. Untersucht man den reifenden Pollen der Entomophilen, so findet man in den meisten Fällen, dass die jungen Körner grosse Stärkequantitäten enthalten [1]). Wie nun sich das Korn zur Reife anschickt, wird die Stärke zum grössten Theile in Oel überführt. Es ist dies bekanntlich ein Vorgang, der sich in analoger Weise auch in den fetthaltigen Samen abspielt, die vor der Reife noch kein Fett, sondern ausschliesslich Stärke und Zucker enthalten. Diese Umwandlung von Stärke in Fett, welche auch dann von Statten geht, wenn die unreifen Samen von der Mutterpflanze abgelöst werden [2]), ist bekanntlich ein Reductionsprocess, wobei ein gewisses Quantum Energie verbraucht wird. Diese Energie kann in unserem Falle nur durch die Verbrennung von Kohlehydraten gewonnen werden, was auch so ausgedrückt werden kann, dass die in den Samen stattfindende Oelbildung mit einem Verlust von organischer Substanz verbunden ist.

Nicht anders liegen die Verhältnisse bezüglich der entomophilen Pollenkörner. In diese wandern die Kohlehydrate als lösliche Zuckerarten hinein und werden zuerst als Stärke abgelagert; in den reifenden Körnern wird dann diese Stärke gelöst und in Oel verwandelt. Da in den Pollenkörnern keine Chloroplasten vor-

---

1) Von Nägeli (Die Stärkekörner, p. 388—389) und Molisch (Zur Phys. des Pollens, p. 443—445) ist hervorgehoben worden, dass in den jungen, noch nicht reifen Pollenkörnern öfters Stärke vorhanden ist, die bei der Reife verschwindet. Eigene, an zahlreichen Pflanzen aus den verschiedensten Familien angestellte Beobachtungen haben ergeben, dass das Vorkommen von Stärke in unreifen Pollenkörnern eine äusserst verbreitete, fast normale Erscheinung darstellt. Doch giebt es, wie schon Nägeli hervorgehoben, auch Pflanzen, in deren Pollenkörnern das fragliche Stärkestadium übersprungen wird.

2) Vergl. Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., p. 318.

handen sind und folglich eine Neubildung organischer Materie ausgeschlossen ist, muss also die Oelbildung nothwendig mit einem Verlust von plastischem Material verbunden sein. In welcher Weise dieser Materialverlust von etwaigen mit dem Oelgehalt verbundenen Vortheilen compensirt wird, mag an dieser Stelle unerörtert bleiben; ebenso wie die Samen werden natürlich auch die entomophilen Pollenkörner durch die Oelbildung specifisch leichter, ob aber dieser Vortheil der einzige ist, erscheint mir doch etwas zweifelhaft [1]).

In die anemophilen Pollenkörner wandern nun auch die Kohlehydrate als lösliche Saccharosen oder Glukosen hinein und werden als Stärke abgelagert. Diese Stärke wird aber vorläufig nicht weiter verarbeitet, eine Oelbildung findet in diesen Körnern nicht statt. Offenbar wird durch dies Ausfallen der Oelbildung ein gewisses Quantum von plastischem Material erspart. Der Nutzen einer solchen Materialersparung ist leicht verständlich bei den Anemophilen, die bekanntlich im Verhältniss zu ihren assimilirenden Blattflächen eine übermässig grosse Anzahl Pollenkörner produciren. Das Auftreten von Stärke d. h. das Ausfallen der Oelbildung bei den anemophilen Pflanzen ist nach dieser Auffassung eine Anpassung, wodurch die betreffenden Pollenkörner mit einem Plus von plastischem Material ausgerüstet werden.

Die Richtigkeit dieser Deutung springt vielleicht noch klarer in die Augen, wenn wir die Ausnahmen berücksichtigen, welche wir bezüglich des Vorkommens von Stärke im anemophilen Pollen zu verzeichnen haben. Als eine derartige Ausnahme wurde *Ricinus communis* angeführt, dessen Pollen (im südlichen Schweden) meistens stärkefrei, dagegen reich an Oel ist. Vergleicht man nun die Assimilationsflächen und die Pollenquantitäten, die einerseits vom *Ricinus*, andererseits von einer nordischen *Carex*-Art producirt werden, so ist es ohne weiteres einleuchtend, dass den Pollenkörnern vom *Ricinus* weit grössere Quantitäten Kohlehydrate zur Verfügung stehen als dem *Carex*-Pollen. Jene können sich ohne

1) Von manchen Seiten wird, und wohl mit Recht, die Ansicht geltend gemacht, dass die Samen und Sporen durch den Oelgehalt dieser Zellen eine gesteigerte Fähigkeit, längere Zeit der Austrocknung zu widerstehen, erlangen. Aehnliches gilt vielleicht auch von dem Oelgehalt der Pollenkörner, bei denen die Austrocknung oft ziemlich weit getrieben wird. Vergl. Wojinowich, Beiträge zur Morphologie, Anatomie und Biologie von *Selaginella lepidophylla*. Dissertation. Breslau 1890.

Schaden die immerhin etwas kostspielige Oelbildung leisten, diese müssen mit dem Rohproduct auskommen.

Nach der jetzt vorgetragenen Auffassung ist also das Vorkommen von Stärke in den anemophilen Pollenkörnern keineswegs eine Einrichtung, die unmittelbar mit der Verbreitungsweise des Pollens durch den Wind in Verbindung steht. Die anemophile Verbreitungsweise macht es aber der Pflanze nothwendig, sehr grosse Pollenquantitäten zu produciren, uud da in den temperirten Zonen ein begrenzter Vorrath von Kohlehydraten vorhanden ist, wird eben das billigste Material gewählt. Manche Umstände deuten aber darauf hin, dass in südlicheren Gegenden, wo die Vegetationsperioden bedeutend länger sind wie im Norden und wo die Assimilation viel intensiver von Statten geht, der anemophile Pollen keineswegs durch Stärkegehalt ausgezeichnet ist. Die Gattung *Phoenix* gilt bekanntlich als windblüthig, allein der Pollen von *Phoenix leonensis* ist nach Molisch stärkefrei [1]). Die windblüthigen Cycadeen besitzen nach den übereinstimmenden Angaben von Treub [2]) und Juryáni [3]) einen Pollen, der im reifen Zustande völlig stärkefrei ist. Dasselbe ist der Fall mit einer tropischen, in den Gewächshäusern zu Lund kultivirten, aber nicht näher bestimmten Urticacee. Einen Uebergang zu den typisch stärkehaltigen Anemophilen bildet z. B. *Cannabis sativa*.

Einige Angaben von Nägeli, welche mit meinen Befunden in Widerspruch stehen, können von dem jetzt vorgetragenen Gesichtspunkte vielleicht ihre Erklärung finden. Nach Nägeli enthält der Pollen von *Alnus glutinosa* [4]) in den meisten Körnern keine Stärke und der Pollen von *Plantago lanceolata* [5]) soll völlig stärkefrei sein. Nach meinen in Schonen wiederholt gemachten Beobachtungen sind die Pollenkörner dieser Arten immer mit Stärkekörnern gefüllt. Da indessen Nägeli seine Beobachtungen wahrscheinlich in der Schweiz, jedenfalls aber in einer weit südlicheren Gegend wie ich gemacht hat, erscheint es gar nicht unwahrscheinlich, dass die betreffenden Pflanzen unter günstigeren Assimilationsbedingungen einen ölhaltigen Pollen besitzen. Ebenso giebt Molisch an, dass

---

1) l. c., p. 444.
2) Vergl. p. 294.
3) Vergl. p. 294.
4) Die Stärkekörner, p. 389.
5) l. c., p. 388.

der Pollen von *Juniperus communis* Stärke nur in wenigen Körnern führt; in den schwedischen Hochgebirgen ist aber der Wachholderpollen sehr stärkereich, was wohl in analogem Sinne zu deuten ist, da ich vermuthe, dass Molisch seine Beobachtungen in Wien oder jedenfalls in Oesterreich gemacht hat.

Ein analoger Wechsel im Stärkegehalt lässt sich in gewissen Fällen auch zu verschiedenen Jahreszeiten constatiren. Der Pollen von *Anthirrinum tortuosum* ist im Sommer völlig stärkefrei, allein im Spätherbst (November), wo die Pflanze bisweilen noch bei uns blüht, findet man ausser ganz normalen und stärkefreien Körnern theils kleine völlig taube Körner, theils gut ausgebildete, aber stärkehaltige und schliesslich verkümmerte, stärkehaltige Körner. In diesem Falle documentirt sich also der Stärkegehalt recht deutlich als eine Begleiterscheinung allgemeiner Schwäche, welch letztere natürlich auf die im Spätherbst eingetretene Herabsetzung der Assimilation und Stoffwanderung zurückzuführen ist.

Schliesslich mag in diesem Zusammenhang erwähnt werden, dass in der schwedischen regio alpina, wo nach mitteleuropäischen Begriffen der Sommer nur als ein kurzer Frühling zu bezeichnen wäre, auch der Pollen der entomophilen Arten sich durch Stärkereichthum auszeichnet. Leider reichen meine Beobachtungen nicht aus, um ein statistisches Material herbeizubringen, und so muss ich bei dieser Gelegenheit auf eine nähere Behandlung dieses Themas verzichten.

Der Eiweissgehalt des anemophilen Pollens.

Wenn das constante Vorkommen von Stärke im anemophilen Pollen das Zeichen einer gewissen Armuth an plastischer Substanz darstellt, so erhebt sich die Frage, ob diese Armuth ausschliesslich auf die stickstofffreien Verbindungen beschränkt ist, oder ob auch die stickstoffhaltigen Bestandtheile davon betroffen werden. Es bleibt also zu untersuchen, ob der Eiweissgehalt im anemophilen Pollen geringer ist als im entomophilen.

Bei Anwendung der gewöhnlichen Eiweissreagentien (Millon's Reagens, Zucker- und Schwefelsäure, Jodjodkalium u. s. w.) erhält man in der That den bestimmten Eindruck, dass die entomophilen Körner mehr Eiweiss enthalten als die anemophilen. Immerhin ist es ja etwas misslich, auf Grund mikrochemischer Reactionen Aussagen über quantitative Verhältnisse zu machen, und es wurde

deshalb der Eiweissgehalt im Pollen verschiedener sowohl entomophilen wie anemophilen Pflanzen durch quantitative Analysen bestimmt. Da in den Pollenkörnern von stickstoffhaltigen Verbindungen ausser Eiweissstoffen nur kleine Mengen von Amiden und Lecithinen vorhanden sind, lässt sich der nach der Kjeldahl-schen Methode ermittelte Stickstoffgehalt sehr gut als Maass der stickstoffhaltigen Verbindungen benutzen. Ausserdem erschien es aber erwünscht, den Phosphorgehalt zu bestimmen. Das einzuschlagende Verfahren gestaltete sich demgemäss folgendermassen:

Von dem bei 100° C. getrockneten Pollen wurden gewöhnlich 0,4—1,2 g unter Zusatz von einigen cg Kupferoxyd mit 15—25 ccm conc. Schwefelsäure behandelt. Nach beendeter Zersetzung wurde die klare Flüssigkeit mit Wasser verdünnt, in einen 200 ccm-Kolben gebracht und mit Wasser bis zur Marke eingefüllt. Von dieser Lösung wurden 100 ccm für die Stickstoffbestimmung benutzt. Der Ammoniak wurde in gewöhnlicher Weise abdestillirt, in $^{2}/_{10}$ Normal-Schwefelsäure aufgefangen und dann mit Cochenille-lösung und $^{1}/_{10}$ Normalalkali titrirt.

Die andere Hälfte der ammoniakhaltigen Flüssigkeit wurde für Bestimmung der Phosphorsäure verwendet. Wie Weibull gezeigt hat[1]), lässt sich nämlich, entgegen den bisherigen Angaben in der Literatur, die Phosphorsäure mit völlig ausreichender Genauigkeit in der nach der Kjeldahl'schen Methode erhaltenen schwefelsauren Flüssigkeit bestimmen. Die Lösung wurde deshalb nach der Weibull'schen Vorschrift mit Ammoniak neutralisirt, die Phosphorsäure dann nach Zusatz von Ammoniumnitrat mit Molybdänmischung gefällt, der Niederschlag in üblicher Weise gelöst, die Phosphorsäure wieder mit Magnesiamischung ausgeschieden und schliesslich als Magnesiumpyrophosphat gewogen[2]). Die in dieser Weise erhaltenen Zahlen geben wenigstens eine annähernd richtige Vorstellung von den im Pollen enthaltenen Nucleïn- und Lecithinmengen[3]).

---

1) Chemikerzeitung 1892, 16, No 90.

2) Die Phosphorsäurebestimmung geschah nach den Vorschriften Friedheim's in dessen Leitfaden für die quantitative Analyse (1896), p. 249—252. — Sämmtliche Analysen wurden ausgeführt in dem medicin.-chemischen Universitätslaboratorium zu Lund. Ich erlaube mir an dieser Stelle dem Chef des Instituts, Herrn Prof. Dr. J. Lang, sowie ganz besonders Herrn Laborator Dr. S. G. Hedin für freundliches Entgegenkommen meinen herzlichsten Dank abzustatten.

3) Nach neueren Untersuchungen enthalten die Pollenkörner relativ grosse Lecithinmengen. Vergl. Stoklasa, Ueber die Verbreitung und physiologische Bedeutung

Quantitative Analysen von Pollen sind meines Wissens bis jetzt nur ausgeführt von Planta [1]), welcher den Hasel- und Kieferpollen einer eingehenden Analyse unterworfen hat. In der folgenden Tabelle, wo die Arten nach zunehmendem Eiweissgehalt aufgeführt sind, finden sich auch die von Planta erhaltenen Zahlen, insofern sie sich auf den Stickstoff beziehen; die Phosphorsäure scheint dieser Forscher nicht bestimmt zu haben.

	Stickstoff (N)		Phosphorsäure (P_2O_5)	
Pinus silvestris (Planta)	2,65		—	
Carex acuta	3,50		1,16	
Plantago lanceolata	3,63		1,64	
Zea Mays	4,24		1,86	Mittlerer Werth: 1,76
Betula lenta	4,53	Mittlerer Werth: 4,63	1,29	
Alnus viridis	4,70		1,67	
Buxus sempervirens	4,72		—	
Corylus Avellana (Planta)	4,83		—	
Quercus Robur	5,60		2,20	
Cannabis sativa	5,70		2,51	
Ricinus communis	6,80		—	
Impatiens glandulifera	—		2,58	Mittlerer Werth: 3,03
Salix alba	6,88		3,33	
Narcissus poeticus	7,10	Mittlerer Werth: 7,49	3,20	
Isoloma hirsuta	7,18		—	
Lobelia fulgens	8,80		—	

Die Zahlen der vorstehenden Tabelle sind in mehr als einer Beziehung von Interesse. Vor Allem zeigen sie, dass auch in Bezug auf den Eiweissgehalt ein bestimmter Gegensatz zwischen entomophilem und anemophilem Pollen vorhanden ist, indem der mittlere Werth von 11 an anemophilen Pollen ausgeführten Stickstoffbestimmungen 4,63 beträgt, während der mittlere Werth von vier Stickstoffbestimmungen bei den entomophilen Pollen 7,49 % ausmacht. Eine hübsche Bestätigung erhalten diese Befunde durch die an demselben Materiale ausgeführten Phosphorsäurebestimmungen: der mittlere Werth der Phosphorsäure beträgt bei dem

des Lecithins in der Pflanze. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. zu Wien, Bd. CV, Abth. 1, p. 604—682.

1) Ueber die Zusammensetzung des Blüthenstaubes der gemeinen Kiefer (*Pinus silvestris*). Landwirthsch. Versuchsstat. 1885, Bd. 32, p. 215—230.

anemophilen Pollen 1,76, bei dem entomophilen 3,03, also fast das Doppelte.

Ebenso wenig wie das constante Vorkommen von Stärke darf wohl der niedrige Eiweissgehalt des anemophilen Pollens als eine Anpassung an die Ueberführung durch den Wind aufgefasst werden. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist der geringe Gehalt an Eiweiss eine Erscheinung, die einerseits durch die Massenproduction von Pollen, andererseits durch den begrenzten Vorrath von plastischen Baustoffen verursacht ist. Für diese Auffassung spricht insbesondere die Thatsache, dass bei solchen Anemophilen, deren Pollen stärkefrei oder stärkearm ist, der Eiweissgehalt im Pollen demjenigen der Entomophilen fast gleichkommt. So besitzt z. B. *Ricinus communis* einen fast stärkefreien Pollen, dessen Gehalt an Stickstoff 6,80% beträgt. An *Ricinus* schliesst sich dann mit einem Stickstoffgehalt von 5,70% *Cannabis sativa*, deren Pollen sich ebenfalls durch Stärkearmuth auszeichnet. Sehr nahe an *Cannabis* kommt *Quercus*, dessen Stärkegehalt ebenfalls erheblich geringer ist als der bei *Alnus*, *Betula*, *Corylus*, *Plantago*, *Carex* u. s. w. Interessant ist auch, dass der niedrigste Stickstoffgehalt sich bei *Pinus silvestris* findet, dessen Transpiration und Assimilation wie bei den Coniferen überhaupt nicht besonders ausgiebig ist[1]).

Wenn es aber feststeht, dass die anemophilen Pollenkörner mit so geringen Eiweissquantitäten auskommen, kann man sich fragen, warum die entomophilen Körner so reichlich mit Eiweiss versehen sind. Man könnte vielleicht darauf antworten wollen, dass die Schläuche der entomophilen Körner gewöhnlich einen längeren Weg zurücklegen müssen als die anemophilen Schläuche. Allein abgesehen davon, dass dies keineswegs immer der Fall ist, macht sich hier auch der Umstand geltend, dass die Pollenschläuche meistens von dem Gewebe des Griffels ernährt werden.

Der höhere Eiweissgehalt des entomophilen Pollens ist nach meiner Meinung keine Anpassung im strengeren Sinne des Wortes, sondern beruht einfach darauf, dass den entomophilen Pollenkörnern grössere Quantitäten von plastischen Stoffen zur Verfügung stehen. Dass diese reichlichen Mengen plastischer Nahrung wirklich in Anspruch genommen werden, erklärt sich aus dem

1) Der niedrige Stickstoffgehalt beruht in diesem Falle theilweise auf dem hohen Gehalt an Cuticularsubstanz, der nach Planta 21,97% beträgt.

Wettkampfe, den die nach der Eizelle hinstrebenden Pollenschläuche unter sich zu bestehen haben. In diesem Kampfe haben natürlich die Schläuche der kräftiger ernährten Pollenkörner einen Vorzug gegenüber ihren schwächeren Mitbewerbern. Es besteht also bei jeder Pflanzenart ein gewisses Bestreben, möglichst kräftige d. h. wohlernährte Körner auszubilden, und dies Bestreben wird einerseits durch die Menge der disponiblen Bau- und Betriebsstoffe, andererseits durch Factoren morphologisch-biologischer Art (Grössenverhältnisse u. s. w.) in Schranken gehalten.

In Bezug auf den Wettkampf der Pollenschläuche um die Eizelle sprechen gewisse Umstände dafür, dass derselbe heisser ist bei den entomophilen als bei den anemophilen Körnern. Es ist dies besonders die Thatsache, dass die auseinander stäubenden, frei herumfliegenden Pollenkörner der Anemophilen meistens nur in beschränkter Anzahl die Narbe erreichen, während die von Insecten übertragenen Pollenkörner gewöhnlich in cohaerenten Massen, also haufenweise, auf die Narbe gelangen. Dass unter solchen Umständen zwischen letzteren ein heisserer Wettkampf bestehen muss als zwischen den anemophilen, ist leicht verständlich; es ist ja dies nur ein Analogon zu der hinreichend bekannten Thatsache, dass in einer Grossstadt der sociale Wettkampf viel intensiver ist als etwa in einer abgelegenen, wenig bevölkerten Gebirgsgegend.

Capitel VII.

Welche Eigenschaften können bei den anemophilen Pollenkörnern als Anpassungen für die Uebertragung durch den Wind aufgefasst werden?

Es mag in diesem Zusammenhange die Frage berührt werden, inwiefern bei den anemophilen Pollenkörnern Eigenschaften vorhanden sind, die zu der Verbreitungsweise in directer Beziehung stehen. Als eine solche Eigenschaft ist bekanntlich besonders auffallend die vollkommene Glattheit der Exine, wodurch das Auseinanderstäuben der Pollenkörner wesentlich erleichtert wird. Eine Ausnahme von dieser Regel d. h. ein Pollen mit Sculpturen oder Oelüberzügen an der Exine ist mir bei den zahlreichen Anemophilen, die ich untersucht habe, niemals begegnet. Das Fehlen aller Befestigungsmittel an den Pollenkörnern wird offenbar durch

entsprechende Einrichtungen an der Narbe compensirt (Papillen, Secrete u. s. w.).

Eine zweite Eigenschaft, die für den anemophilen Pollen fast ebenso charakteristisch ist wie die glatte Oberfläche, die aber meines Wissens noch nicht hervorgehoben worden, ist die kugelförmige (isodiametrische) Gestalt der Pollenzellen. Bekanntlich ist die Form der Pollenkörner vorwiegend ellipsoidisch[1]), während die Kugelform weit seltener vorkommt. Um so auffallender ist die Thatsache, dass unter den untersuchten Anemophilen oblonge Pollenkörner nur bei einigen Cyperaceen[2]) vorkommen, während die Pollenzellen bei den anemophilen Arten der Potamogetoneae, Gramineae, Typhaceae, Salicineae, Querciflorae, Juglandiflorae, Urticiflorae, Polygoneae, Chenopodiaceae, Ranunculaceae, Euphorbiaceae, Haloragidaceae, Aceraceae, Plantagineae, Oleaceae völlig isodiametrisch sind[3]). Auch bei denjenigen Anemophilen, deren Pollenkörner zu Tetraden vereinigt sind, besitzt jede Tetrade eine wenigstens annähernd isodiametrische Gestalt (Juncaceen, Ericaceen).

Bedenkt man nun, dass die bei Weitem überwiegende Mehrzahl der entomophilen Pollenkörner eine ellipsoidische Form besitzen, so darf man sich wohl fragen, ob der isodiametrischen Form des anemophilen Pollens irgend welche biologische Bedeutung zukommt. Es ist klar, dass, wenn überhaupt die isodiametrische Form einen Vortheil mit sich bringt, dieser darin bestehen muss, dass die Uebertragung des Pollens durch den Wind erleichtert wird. Inwiefern aber bei schwebenden Körpern von so geringen Dimensionen die runde Form vortheilhafter sei als die ellipsoidische, ist wohl nicht leicht, nach allen Seiten hin zu entscheiden. So viel ist jedenfalls sicher, dass von zwei gleich schweren und gleich dichten Körpern, von denen der eine eiförmig, der andere kugelförmig ist, letzterer sich viel gleichmässiger bewegen wird als der erstere. Ausserdem kommt es hier zweifelsohne auch in Betracht, dass bei

---

1) Kerner, Pflanzenleben, Bd. II, p. 86.

2) Z. B. bei einigen *Carex*-Arten (*C. acuta* u. a.); hier sind doch die meisten Körner isodiametrisch, und die oblongen machen den Eindruck, nicht ganz normal zu sein.

3) Der Pollen der Anemophilen ist nicht selten reich an schlecht ausgebildeten, offenbar tauben Körnern, und diese besitzen dann gewöhnlich unregelmässige Formen und abgeflacht, stark eingeschrumpft u. s. w. Die gesunden sind aber immer wenigstens annähernd isodiametrisch.

den kugelrunden Körnern der Luftwiderstand nach allen Richtungen hin gleich gross ist, wodurch das Herumfliegen des Pollens nach jeder beliebigen Richtung begünstigt wird.

Da die sphärische Form bei einem gegebenen Volumen die kleinste Oberfläche repräsentirt, könnte es den Anschein haben, als wäre diese Form überhaupt wenig vortheilhaft, besonders da die anemophilen Körner ein relativ hohes specifisches Gewicht besitzen und, von den *Pinus*-Arten abgesehen, besonderer Flugvorrichtungen entbehren. Das Fehlen der Flugvorrichtungen wird indessen in sehr einfacher Weise compensirt, und zwar durch eine bis zu einem gewissen Grade getriebene Verkleinerung der Masse der Pollenzellen.

Von diesem Princip scheint die Natur fast ausschliesslich Gebrauch zu machen, wenn es sich darum handelt, die Pollenkörner flugfähig zu machen. Während bei den Samen nicht nur die mannigfachsten Flugvorrichtungen vorhanden sind, sondern auch die möglichst leichten Reservestoffe ausgewählt werden, findet man bei den anemophilen Pollenkörnern von alledem nichts. Hier kommt allein das Princip zur Geltung, dass, je mehr man einen Körper verkleinert, desto langsamer wird er in der Luft fallen, weil bei der Verkleinerung seine Masse, also auch die beschleunigende Kraft, welche ihn fallen lässt, in weit rascherem Verhältniss abnimmt als sein Querschnitt[1]. Denken wir uns eine fallende Kugel mit dem Radius r, so ist der Luftwiderstand proportional zu dem Querschnitte der Kugel (also zu r^2), während das Gewicht der Kugel proportional ist zu dem Volumen, also zu r^3. Wird die Kugel kleiner, so nimmt das Gewicht rascher ab als der Widerstand der Luft, was natürlich auch in der Weise ausgedrückt werden kann, dass bei steigender Verkleinerung der Kugel der Luftwiderstand beim Fallen vermehrt wird. Offenbar kann in dieser Weise die Verkleinerung dahin getrieben werden, dass die Geschwindigkeit, womit die Kugel fällt, fast gleich Null wird, d. h. die Kugel bleibt in der Luft schweben, wie es ja bei feinem Stäubchen, Nebelbläschen und dergl. thatsächlich der Fall ist.

Bis zu diesem Grade wird nun die Verkleinerung bei den anemophilen Pollenkörnern nie getrieben, offenbar weil ein Fortführen des Pollens in die höheren Luftregionen durchaus zwecklos wäre, und es ist von diesem Gesichtspunkte aus interessant, dass

---

1) Müller-Pouillet, Lehrb. d. Physik u. Metereologie, 9. Aufl., Bd. I, p. 391.

die Grösse der anemophilen Körner selten unter 0,02 mm heruntersinkt, während bei den entomophilen Pflanzen Körner von so winzigen Dimensionen wie 0,0025 mm vorhanden sind. Dass aber die anemophilen Pollenzellen durchschnittlich kleiner sind als die entomophilen, ist eine Thatsache, die schon vor Jahren von Amelung angegeben und von ihm ganz richtig mit der Verbreitungsweise in Verbindung gesetzt wurde[1]). Diese Angabe Amelung's hat aber von Seiten der Blüthenbiologen wenig Beachtung gefunden, ob aus dem Grunde, dass die von Amelung gemessenen Pollenkörner sich nur auf acht Arten vertheilen oder aus anderen Gründen, mag dahingestellt bleiben. Zahlreiche Messungen, die ich vielleicht in einem anderen Zusammenhange publiciren werde, haben indessen ergeben, dass die anemophilen Körner durchschnittlich kleiner sind als die entomophilen, was aber nicht so zu verstehen ist, als fänden sich eben die kleinsten Körner unter den anemophilen. Die Verhältnisse liegen vielmehr so, dass sich bei den entomophilen Körnern die verschiedensten Dimensionen befinden — von 0,25 mm bei *Mirabilis Jalappa* bis zu 0,0025 mm bei *Myosotis alpestris*[2]) —; dagegen schwankt die Grösse der anemophilen Pollenzellen meistens innerhalb ziemlich enger Grenzen um einen bestimmten Mittelwerth, der, soweit meine bisherigen Beobachtungen ergeben, anscheinend bei 0,03 mm liegt. Einige Beispiele mögen genügen:

	Durchmesser des Pollenkorns in mm[3])
Plantago lanceolata	0,0345,
Thalictrum kemense	0,0310,
Ricinus communis	0,0345,
Cannabis sativa	0,0310,
Buxus sempervirens	0,0345,
Alnus viridis	0,0276,
Betula lenta	0,0345,
Quercus Robur	0,0345,

1) Ueber mittlere Zellengrössen. Flora, Bd. 77 (1893), p. 205—207.

2) Kerner, l. c., p. 86.

3) Meine Messungen sind angestellt worden an Körnern, die in dest. Wasser lagen, und geben deshalb etwas zu hohe Werthe, was indessen hier, wo es sich nur um relative Werthe handelt, nicht in Betracht kommt. Soviel ich sehen kann, hat Amelung seine Messungen an trockenen oder in Oel liegenden Körnern gemacht.

	Durchmesser des Pollenkorns in mm
Sparganium ramosum	0,0276,
Lolium perenne	0,0210,
Milium palmaefolium	0,0310.

Diese Zahlen machen es wahrscheinlich, dass bei dem vorhandenen specifischen Gewichte ein Durchmesser von ungefähr 0,03 mm die für die Uebertragung durch den Wind vortheilhafteste Grösse der Pollenzellen darstellt. Interessant ist, dass bei Pflanzen, die an offenen, den Seewinden exponirten Standorten wachsen (*Elymus arenarius* u. s. w.), die Pollenkörner verhältnissmässig sehr gross sind, offenbar weil die vom Meere wehenden Seewinde kräftig genug sind, um den Transport grösserer Körner zu bewerkstelligen. Umgekehrt scheinen die in schattigen, windstillen Wäldern gedeihenden Anemophilen einen relativ kleinzelligen Pollen zu führen (*Mercurialis*).

Zwei Ausnahmen von der allgemeinen Regel, dass die Grösse des anemophilen Pollens einen Werth zwischen 0,02 und 0,04 mm (im Durchmesser) beträgt, mögen in diesem Zusammenhange erwähnt werden, nicht nur weil sie die einzigen sind, die ich bis jetzt gefunden habe, sondern auch, weil sie ein besonderes Interesse beanspruchen können. Die eine Ausnahme findet sich bei den *Pinus*-Arten, deren Pollen 0,08—0,10 mm im Durchmesser misst, hier wird die Grösse der Pollenzellen durch die bekannten blasenförmigen Flugvorrichtungen compensirt. Die andere Ausnahme findet sich bei *Zea Mays*, deren Pollenkörner eine ziemlich variable, zwischen 0,07 und 0,12 mm schwankende Grösse besitzen. Hier sind keine Flugvorrichtungen vorhanden, und da die Pollenkörner auf Grund ihres reichlichen Stärkegehalts ziemlich schwer sind, müssen sie verhältnissmässig schnell zu Boden fallen. Die aus den gipfelständigen ♂-Rispen schräg abwärts herabfallenden Pollenkörner treffen aber in dieser Weise am sichersten die tief unter ihnen befindlichen Narben der weiblichen Blüthen.

Lund, December 1898.

Ueber die karyokinetische Kerntheilung in der Wurzelspitze von *Allium cepa*.

Von

Bohumil Němec.

Mit Tafel III.

---

n der letzten Zeit ist eine Reihe von vorzüglichen, die Kern-
ngen in verschiedenen Pflanzengruppen betreffenden Arbeiten,
it Hilfe der modernsten Methoden durchgeführt wurden, er-
en. Aber eben durch neue Ergebnisse wurden neue Fragen
gestellt, und dieser Umstand hat mich bewogen, die nach-
den Untersuchungen erscheinen zu lassen, da ich durch die-
ı wenigstens etwas von den angedeuteten Fragen gelöst zu
hoffe. Das gilt hauptsächlich für die Frage nach der Aus-
ıg der achromatischen Figur im vegetativen Gewebe. Ich
mich während der letzten 2 Jahre speciell mit dieser Frage
äftigt und Einiges darüber schon kurz publicirt[1]). Die Ab-
ıgen und der Text dieser Arbeit waren schon seit einem Jahre
, aber erst die unlängst von Mottier publicirte Arbeit[2]) hat
zum Entschluss gebracht, meine mit Mottier's Angaben nicht
übereinstimmenden Resultate in extenso erscheinen zu lassen,
ich als Paradigma der Kerntheilungen im vegetativen Ge-
die sich in der Wurzelspitze von *Allium cepa* abspielenden
lt habe, obzwar mir Beobachtungen an allen wichtigeren
ɔen der Gefässpflanzen vorliegen. Was hier die Ausbildung
chromatischen Figur betrifft, weicht dieselbe nie principiell

---

) Sitzungsber. d. Kgl. Böhm. Gesellsch. d. Wiss. 1897. Botan. Centralbl., XIV, No. 1, 1898.

) D. M. Mottier, Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwickelung des sackes etc. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXXI.

von den bei *Allium* beobachteten Vorgängen ab. Ich will mei
Erfahrungen möglichst kurz und unter Anführung nur der nöthigst
Literatur vorlegen, da die Literatur und Zusammenfassung d
strittigen Fragen wiederholt in der letzten Zeit zusammengeste
wurde.

Zur Fixirung der Untersuchungsobjecte wurden die bekannt
Solutionen benutzt, die unter dem Namen Flemming'sch
Kleinenberg'sche und Perenyi'sche Flüssigkeit bekannt sir
Alkohol-Eisessig verursacht allgemein Artefacte. Sehr schö
Resultate giebt die einigermassen modificirte Kleinenberg'sc
Flüssigkeit, die ich mir durch eine Mischung von conc. wässerig
Pikrinsäurelösung mit 1/2 % Eisessig und 1/2 % (bei zarten O
jecten 1/4 %) Schwefelsäure hergestellt habe. Diese Flüssigk
fixirt ungemein schön auch ganz grosse Objecte (ganze Knospe
natürlich geht dabei die Cellulose verloren. Man kann un
Auswaschen mit 60 % Alkohol auch Stückfärbung mit irge
welcher alkoholischen Lösung anwenden. Ich benutzte dazu m
bestem Erfolge das Paul Mayer'sche Paracarmin. Neben de
bekannten Färbungen (Safranin-Gentiana-Orange, Eisenhämatoxyli
benutzte ich, wenn eine besonders distincte Färbung der plasm
tischen und achromatischen Structuren gewünscht wurde, eine Vo
beizung der Schnitte in 5—10 % wässeriger Tanninlösung u
nachherige Färbung in wässerigem verdünnten Smaragdgrün m
Gentianaviolett, wobei man eine fast inverse Färbung bekom
Zur Vorbeizung genügen 1—2 Stunden. Uebrigens bin ich z
Ueberzeugung gekommen, dass man fast für jedes Object die M
thoden speciell ausprüfen muss, so dass lange theoretische Au
führungen meist unnütz sind.

Die Ausbildung der achromatischen Figur gestaltet sich i
vegetativen Gewebe überall, wo ich es untersuchte, von Anfang
bipolar. Die Spindelanlage tritt überall als ein hyalines, den Ke
umgebendes Gebilde auf, das an den Polen kappenförmig gefor
ist, also von Anfang an bipolar orientirt ist. Bipolar, also in d
Richtung der Meridionale, an diesem Gebilde entwickeln sich d
achromatischen Fäserchen und zwar im Innern die Centralspind
peripher, anscheinend aus dem membranartigen, die hyaline Hül
lung umgebenden Plasma die Zug- oder Mantelfasern. Die defin
tive Anordnung erhalten die Fasern erst nach dem Verschwinde

der Kernmembran. Diese verschwindet, ohne dass man beobachten könnte, dass sie zur Bildung der achromatischen Fäserchen etwas beitrüge. Bei den Kerntheilungen in den Pollenmutterzellen von *Larix* bilden sich allerdings Fäserchen dicht der Kernmembran anliegend, ob jedoch diese selbst dabei verbraucht wird, konnte ich nicht feststellen. Ich fand keine Centrosomen, auch würde es unmöglich sein, bei der zu beschreibenden Kerntheilung irgend welche Aufgabe ihnen zuzuschreiben, denn auch die Function, die ihnen Guignard[1]) in seiner letzten Publication zuschreibt, nämlich die Vereinigung der polycentrisch angelegten Figur im sporogenen Gewebe zu einer bipolaren, kann ihnen hier nicht zukommen, da im vegetativen Gewebe die Figur von Anfang an bipolar ist.

In den noch theilungsfähigen Zellen der Wurzelspitze von *Allium cepa* besitzt das Protoplasma eine ausgeprägt schaumige Structur. Ich konnte mich jedoch nicht entschliessen, das, was ich hier als Alveolen gesehen habe, als autoplasmatische Structur anzusehen. Vielmehr brachten mich plasmolytische Versuche zur Ueberzeugung, dass man es hier mit metaplasmatischer Structur zu thun hat, dass die hellen, kugeligen, das Protoplasma der meristematischen Zellen erfüllenden Räume wirklichen Vacuolen entsprechen. Dieselben kommen schon in den jüngsten Zellen vor (Fig. 9, 27, Taf. III), werden immer grösser, fliessen zusammen, bis sie ungefähr 1 mm vom Vegetationspunkte entfernt die Form von typischen Vacuolen annehmen (Fig. 34, Taf. III). Alkohol conservirt die Vacuolen sehr schlecht, nach seiner Anwendung hat das Protoplasma der embryonalen Zellen ein meist homogenes Aussehen, nur die Leukoplaste und einige Mikrosomen bleiben erhalten. Hingegen bleiben die Vacuolen ausserordentlich schön durch Flüssigkeiten erhalten, die Pikrinsäure enthalten. In den die Vacuolen trennenden plasmatischen Lamellen giebt es grössere und kleine Mikrosomen, von denen einige durch Gentianaviolett intensiv gefärbt werden.

Die ruhenden Zellkerne der jungen Zellen besitzen die für derartige Zellen schon von Rosen beschriebene Structur, sie sind nämlich gleichmässig von einem vielfach geschlängelten Faserwerk erfüllt, in welchem zahlreiche kleine Chromatinkörperchen liegen (Fig. 13, Taf. III). Zu dieser Zeit liegen die Nucleolen in kleinen

1) L. Guignard, Les centrosomes chez les végétaux. Compt. Rend., T. 125, No. 26, 1897.

Höfen, die jedoch immer von achromatischen, radiär zu den Nucl-
olen verlaufenden Fäserchen durchsetzt werden. Diese Faserchen
enthalten keine Chromatinkörner, und dies mag wohl das hyalinen
Aussehen der betreffenden Höfe verursachen. In etwas älteren
Kernen verschwinden diese Höfe und zwar darum, weil sich die
färbbaren Körnchen auch in die radiären Fasern verbreitet haben.
Gleichzeitig erscheinen auch in dem bisher homogenen Nucleolus
die bekannten Vacuolen, zuweilen in einer grösseren Anzahl. Es
ordnet sich jetzt auch das Linin in eine sehr auffallende, radiär
zum Nucleolus verlaufende Form um, die für die ältesten Kerne
der meristematischen Zone durchaus charakteristisch ist. Wie
Fig. 42 zeigt, ist inzwischen auch die Vacuole im Nucleolus stark
herangewachsen, einige Chromatinkörner legten sich dicht dem
Nucleolus an, und es scheint, dass sie mit seiner Oberfläche ver-
fliessen. Schliesslich bleibt von dem ursprünglichen Nucleolus eine
dünne Hohlkugel übrig, die bei der Fixirung sehr leicht schrumpft
und dadurch den Anschein wecken kann, dass der Nucleolus aber-
mals von einem hellen Hofe umgeben wird; doch lässt sich aus
der unregelmässigen Form des geschrumpften Nucleolus, aus seiner
meistens excentrischen Lage sowie aus dem Fehlen der beschrie-
benen radiär verlaufenden Fäserchen die richtige Sachlage er-
kennen.

Obzwar in den meisten Zellen das Protoplasma eine gleich-
mässige Farbenreaction zeigt, giebt es doch auch typische Aus-
nahmen. In den grossen Zellen, aus denen sich später die grossen
Spiralgefässe entwickeln, sowie auch in den langgestreckten Zellen
der künftigen Bastpartie zieht axil durch die Zelle ein abweichend
sich färbender plasmatischer Streifen, der besonders bei Anwen-
dung von Bismarckbraun und Orange G tief braun oder gelblich
gefärbt wird. Beizt man die Schnitte vorher mit Tannin, färbt
sich durch Gentianaviolett und Orange das Plasma violett oder
grau, dieser Streifen jedoch gelb. Er bleibt auch während der
Kerntheilung erhalten (Fig. 10, Taf. III). In den ältesten Zellen
des Rindenparenchyms, wo die Kerne meist spindelförmig werden,
umgeben derartige Structuren besonders die spitzen Kernpole, wo
sie auch oft distinct faserig differenzirt sind. Eine den Kern gleich-
mässig umhüllende distincte Plasmaschicht kommt auch den jüngeren
Rindenzellen zu (Fig. 11, 12, Taf. III), hier steht sie jedoch in
einer Beziehung zur Kerntheilung und kann höchst wahrscheinlich
persistiren, da man während der ganzen Theilung um die Figur

herum solches Plasma nachweisen kann. Sie umgiebt bei der Kerntheilung, obzwar jetzt sichtlich quantitativ vermindert, die sich entwickelnde Spindel, concentrirt sich dann an den Polen der kinetischen Figur (Fig. 17, Taf. III), ist hier auch während der Anaphasis zu finden und umgiebt dann den reconstruirten Kern. Dieses Plasma ist vielleicht der von Bouin unlängst in Embryosackmutterzellen constatirten faserigen Filzschicht gleich zu setzen. Während der Prophasis sammelt sich überhaupt um den Kern ein dichtes, körniges, tiefer als das übrige sich färbende Protoplasma, das zunächst keine feinere Structur erkennen lässt, später jedoch entweder eine concentrische Streifung aufweist (Fig. 11) oder auch radiär ausstrahlende Fäserchen aufweisen kann (Fig. 27, Taf. III). Diese Plasmaansammlung, die von Strasburger und auch von neueren Autoren (Mottier, l. c.), insbesondere von Rosen beschrieben wurde, färbt sich nicht wie die kinetischen Fasern, auch nicht wie die eben beschriebene Plasmaschicht der Rindenzellen, sondern so wie das Plasma, nur etwas tiefer und intensiver. Die Ansammlung kann auch unregelmässig den Kern umgeben, zuweilen ist sie an zwei gegenüberliegenden Stellen mächtiger entwickelt. Gegen das übrige Plasma ist sie jedoch nie scharf abgegrenzt. Direct in derselben entwickeln sich ziemlich dicke Fäden, die vom Kern zur Zellperipherie auswachsen, wie dies instructiv Fig. 6, 8 und 17 zeigen.

Während dieser Vorgänge lagert sich auch im Kerninnern die Chromatinsubstanz in bekannter Weise um. Es lassen sich drei Haupttypen dieser Umlagerung aufstellen: Der erste kommt in Kernen vor, die nach der vorigen Theilung schnell zur weiteren sich anschicken, so dass sie eigentlich keine Ruheperiode durchmachen, ebenso wie dies bei der Sporen- und Pollenbildung bekannt gemacht wurde. Die Chromosomen hatten hier noch von der Anaphasis ihre polare Anordnung behalten, bloss sind sie durch zahlreiche Queranastomosen verbunden. Diese Anastomosen verschwinden, um die Kerne häuft sich dichtes Plasma an, es entwickelt sich in der später zu beschreibenden Weise die achromatische Figur, und so geht die polare Anordnung der Anaphasis der letztvorigen Theilung fast direct in die Prophasis der folgenden Theilung über. Um einen derartigen Kern ist schon das hyaline Gebilde entwickelt, aus welchem sich achromatische Fasern bilden, obzwar die Zellplatte noch nicht ganz ausgebildet ist. Diese Fälle kommen jedoch selten vor.

Der zweite Typus kommt in Kernen vor, die etwas älter sind und deren Linin und Chromatin eine gleichmässige Vertheilung erfahren hatten, wie dies für die Kerne der meisten meristematischen Zellen gilt (Fig. 13, Taf. III). Die Chromatinumlagerung geschieht hier in der von Rosen (l. c.) für *Hyacinthus* beschriebenen Weise. Es entsteht ein langer Faden, an dem zunächst deutlich eine Zusammensetzung aus Chromatinscheiben und achromatischer Verbindungssubstanz zu erkennen ist; der verläuft unregelmässig geschlängelt, ordnet sich jedoch bald polar an (Fig. 33, Taf. III), wo er dann eine um die Längsachse der künftigen Theilung im Kreise gebogene Spirale darstellt. Der Faden verkürzt sich allmählich, so dass er am Ende einfach wellig wird. Sodann trennen sich die einzelnen Schleifen von einander und zwar auf der dem Pole gegenüberliegenden Seite. Die Chromosomen zeigen dann eine ganz scharf ausgeprägte polare Anordnung, wobei der Pol meist in der Richtung der Theilungsachse steht. Dies lässt sich aus der extranuclearen achromatischen Figur sicher beurtheilen. Ich fand einige Fälle, wo die achromatische Figur streng senkrecht auf der polaren Orientation der Chromatinschleifen stand.

Der dritte Typus der Entwickelung der Chromatinschleifen kommt in den ältesten Kernen vor, wo das Reticulum radiär vom Nucleolus zur Kernmembran verläuft (Fig. 5, Taf. III). In diesen radiären Fäserchen sammelt sich auch das Chromatin an, so dass der Nucleolus im Stadium des langen Fadens allseitig von dem Kernfaden umsponnen wird. Das ganze besitzt besonders in den ersten Stadien der Prophasis eine auffallende Aehnlichkeit mit dem Dolichonema- und Synapsisstadium der ungeschlechtlichen Fortpflanzungskerne.

Natürlich sind die drei eben beschriebenen Typen durch mancherlei Uebergänge verbunden, es lässt sich jedoch überall nachweisen, dass die Art der Anordnung des achromatischen Kernreticulums durch die Form der Vertheilung des Kernfadens bedingt wird.

Hier sei noch bemerkt, dass ich oft Gelegenheit hatte, den Chromatinfaden in seinem ganzen ununterbrochenen Verlauf zu verfolgen (Fig. 33, Taf. III), manchmal scheinen jedoch zwei bis drei getrennte Chromatinfäden vorhanden zu sein (Fig. 3, Taf. III). An sehr dünnen Schnitten liess sich constatiren, dass sich die Einigkeit des Chromatinfadens durch Berücksichtigung des nächsten Schnittes beweisen lässt. Dennoch ist es wahrscheinlich, dass der

Chromatinfaden in vegetativen Zellen nicht immer ununterbrochen verläuft, wenigstens konnte ich auch in ganzen, unversehrten Kernen mehr als zwei freie Endigungen des Kernfadens auffinden. Doch ist dies nicht von principieller Wichtigkeit. Es ist ja möglich, dass der auch anderswo schon beschriebene Chromatinfaden nicht simultan in die Chromosomen zerfällt. Ursprünglich bildet das Kernreticulum ein vielfach anastomosirendes Ganze, während der Prophasis, früher oder später, zerfällt dann der Kernfaden immer in individualisirte Stücke. Dass dies Zerfallen nicht simultan eintritt, konnte ich sicher beobachten, da man schon freie, grosse Schleifen noch in kleinere zerfallen nicht selten sieht.

Die Längsspaltung der Chromosomen fällt oft schon in das Spiremstadium, so dass die individualisirten Chromosomen bereits längsgetheilt sind. Doch bleiben die beiden Hälften miteinander verklebt, so dass sie das Aussehen von homogenen Schleifen besitzen.

Zu derselben Zeit, wo der Kernfaden in die Chromosomen zerfällt, erscheint um den Kern herum ein hyaliner Hof, der jedoch zunächst an den Polen der Theilungsachse sicher zu constatiren ist (Fig. 34, Taf. III). Der Hof ist gegen die ihn umgebende Plasmaansammlung scharf abgegrenzt, es lässt sich in seinem Inneren keine feinere Structur auffinden. Nie tritt er in der *Allium*-Wurzel gleichmässig an der ganzen Kernoberfläche auf, sondern immer von Anfang an bipolar. Dennoch umgiebt er oft den ganzen Kern, doch in der Aequatorialgegend als äusserst dünne Schicht, die noch am besten in den äusseren Zellenlagen der *Calyptra*, wenn hier überhaupt Kerntheilung vorkommt, zum Vorschein gelangt (Fig. 36, Taf. III). Hier lässt sich auch am besten constatiren, dass wir es mit einem vom Plasma scharf abgegrenzten Gebilde zu thun haben. Dasselbe scheint auch seine eigene Membran zu besitzen (Fig. 34, Taf. III), die jedoch im Stadium, wo sich die Chromosomen zur Aequatorialstellung umzulagern begonnen, verschwindet.

Dieses ellipsoide oder ovoidale Gebilde wächst langsam, an seinen Polen erscheint in der anliegenden dichten Plasmaansammlung öfters eine Strahlung, die jedoch nie von einem bestimmten Punkte ausgeht (Fig. 27, Taf. III). Auch sind an den Polen keine differenzirte Körperchen zu finden.

Der Kern ist inzwischen etwas aufgewachsen. Das achromatische Reticulum ist in den meisten Kernen verschwunden, es

giebt jedoch auch Kerne, in denen man bis zum Stadium, wo d
Kernmembran verschwindet, ein feines Reticulum auffinden kan
In Fig. 6b, Taf. III sieht man einen von dem hyalinen Gebil
umgebenen Kern, dessen Chromatinschleifen schon individualisi
sind, aber im Kerninneren constatirt man doch noch ein achr
matisches Netz. Es ist hier zu bemerken, dass dies nicht in all
Kernen zutrifft. Da sich jedoch ein feines achromatisches Re
culum in allen Theilungsstadien einiger Kerne nachweisen läss
da man auch noch am Ende der Metakinesis in der Figur eine
axilen reticulären Strang beobachten kann (Fig. 22a, Taf. III), i
man berechtigt, zu sagen, dass das achromatische Reticulum z
weilen während der Kerntheilung persistiren kann. Andererseit
sprechen einige Beobachtungen, die ich an abnorm grossen Kerne
gemacht habe, dafür, dass sich aus dem achromatischen Reticulu
Fäserchen bilden können. Immerhin wird die weitaus grösste Za
der Fäden im Cytoplasma gebildet.

Mit dem Erscheinen des hyalinen, den Kern gleichzeitig um
gebenden Hofes bilden sich an den Polen desselben ziemlich star
Fasern, die vom Pole auswachsen (Fig. 6b, 8, Taf. III) und al
mählich sich verlängernd schliesslich die Zellwand resp. die äusse
Hautschicht erreichen, an der sie inseriren. Sie strahlen von de
Polen nicht von Anfang radiär und regelmässig aus, sondern sin
anfangs, wenn man den Pol von oben betrachtet, unregelmässi
angeordnet. Ist der Pol schief orientirt (gegen die Längs- ode
Querachse der Zelle), verlaufen die Fäserchen in der Weise, wie
es in Fig. 8, Taf. III dargestellt ist. Auch kommt es hier öfter
zu einer auf der einen Seite viel mächtigeren Faserbildung als auf
der zweiten. Später ordnen sich diese plasmatischen Fasern so an,
wie wenn sie von einem am Pole gelegenen Punkte gegen den
Aequator der Zellenperipherie verlaufen würden.

Dieses plasmatische Fasersystem bleibt während der ganzen
Kerntheilung erhalten. Bei der völligen Ausbildung der achro-
matischen Figur verlaufen die Fasern von den Polen derselben
zur Zellmembran, wobei sie sich während der Aequatorialplatte
allgemein durchkreuzen. Diese Durchkreuzung kann während der
Metakinesis erhalten bleiben, ja sie kann noch in den Anfangs-
stadien der Anaphasis constatirt werden (Fig. 4, Taf. III), zumeist
reichen jedoch die Fäserchen nach der Strophe nicht über den
Aequator (Fig. 9, 22, Taf. III). Dies könnte so erklärt werden,
dass entweder die über den Aequator reichenden Fasern zu Grunde

gegangen sind, oder dass die Fäserchen ihre Insertionsstelle an der äusseren Hautschicht verändert haben, wie es für *Ascaris megalocephala* unlängst von Kostanecki angenommen wurde.

Zwar will Erlanger nicht zugestehen, dass die Fasern bis an die Peripherie reichen, bei den von mir untersuchten Objecten war es jedoch ganz sicher, dass die Fasern mit der Hautschicht sich verbinden, ja man kann zumeist an der Insertionsstelle eine knöpfchenförmige Ansammlung des peripheren, intensiv violett sich färbenden Hautplasma beobachten. Ob die Fäserchen ihre Insertionsstelle umändern können, ist sicher nicht nachzuweisen. Da man jedoch während der Metakinesis weder neue Fasern entstehen sieht, noch ältere zerfallen, ist es sehr wahrscheinlich, dass sie dies thun können. In den Pollenmutterzellen von *Larix*, wo die von der Figur zur Zellperipherie verlaufenden Fasern sehr zahlreich und auffallend sind, ist dies noch wahrscheinlicher, da man hier Veränderungen der Figur verfolgen kann, welche direct auf ein Gleiten der Faserenden an der Hautschicht hinweisen. Ich werde diese Umlagerungen, die bei *Larix* mit grosser Schärfe hervortreten, an einer anderen Stelle beschreiben.

Kostanecki gelangt unter Anderem auch zum Schluss „omnis radius e radio". Dies ist gewiss nicht allgemein giltig, da die für *Allium* beschriebenen Radien ganz selbstständig sich in dem an den Polen angehäuften granulirten Plasma entwickeln, und zwar an beiden Polen ganz abgesondert.

Kostanecki meint auch, dass durch die Radien schliesslich im Aequator eine innere Theilung des Protoplasma in zwei Portionen zu Stande gebracht wird. Bei den Gefässpflanzen steht jedoch dieses plasmatische Radiensystem in keiner Beziehung zur Zelltheilung. Diese wird vielmehr von einem anderen Fasersystem eingeleitet. Es ist also wahrscheinlich, dass, wenn dem beschriebenen plasmatischen Radiensystem überhaupt irgend welche Function zukommt, dieselbe eine andere, als die Theilung des Zellkörpers sein wird. Der Umstand, dass das Radiensystem besonders mächtig in Zellen entwickelt ist, wo die kinetische Figur (Fig. 4, Taf. III) schief zur Längs- oder Querachse der Zelle steht, brachte mich auf den Gedanken, dass das Radiensystem die Aufgabe hat, die Theilungsfigur in einer bestimmten Richtung festzustellen (cf. Fig. 4, 26, Taf. III).

Ueber die Ursachen einer gesetzmässigen Stellung der kinetischen Figur liegen hauptsächlich zwei Ansichten vor. Es soll sich

nämlich dieselbe entweder in die Richtung der grössten Plasmamasse stellen, wie dies nach Harper für die Figuren im Ascus zutrifft, oder sie wird durch äusseren Druck und Zug, dem die Zellen unterliegen, dirigirt, wie aus Kny's [1]) diesbezüglichen Untersuchungen erhellt. Ich untersuchte in dieser Hinsicht die Kerntheilungen in den Wurzeltaschen der sich entwickelnden Nebenwurzeln von *Cucurbita Pepo* und fand, dass sich die Figuren durchweg gegen die Richtung des Druckes stellten. Es ist möglich, dass diese Richtungen mit der von Pflüger angenommenen ungleichen Zähigkeit des Protoplasma in Zusammenhang stehen.

In der Wurzelspitze von *Allium* stehen auch die meisten Kerntheilungen parallel mit den Anti- und Periklinen und folglich auch umgekehrt die neuen Zellwände. Nicht gering ist jedoch auch die Anzahl der Theilungen, wo die Figur in der Diagonale der Zelle steht (Fig. 4, 18, 26, Taf. III). Und gerade bei diesen Figuren ist das oben beschriebene Radiensystem am mächtigsten entwickelt. Den eben formulirten Ansichten zufolge sollte die Figur entweder in der Richtung der grössten Plasmamasse stehen oder in den Linien des gleichen Druckes im Plasma. Die schiefen Stellungen findet man jedoch grösstentheils in Zellen, deren Achse zu kurz ist für die ganze kinetische Figur (Fig. 4, 18, Taf. III). Es scheint also, dass die Figur durch die räumlichen Verhältnisse genöthigt wurde, passiv eine schiefe Stellung anzunehmen. Sehr selten ist die Figur schon früh während der Prophasis schief orientirt (Fig. 8, Taf. III). Vom Pole aus entwickeln sich hier die zur Zellwand hin verlaufenden Radien (Fig. 8, Taf. III). Wenn sich dann die ganze achromatische Figur entwickelt hat, könnte sie durch dieses Radiensystem in der schiefen Stellung gehalten werden.

Doch muss ich hier erwähnen, dass diese Fasern, da sie vom Pole aus gebildet werden und durch dessen Lage bestimmt werden, möglicher Weise auch eine ganz nebensächliche Bedeutung haben und eben nur ein Ausdruck einer von den Polen aus gegen das Plasma ausgehenden Action sind, welcher Umstand es auch bedingt, dass diese Plasmaconstellation in den Richtungen der grössten Plasmamassen zu Tage tritt. Wenn wirklich die Richtungen der Zelltheilung durch Zug und Druck bestimmt werden können, so

1) L. Kny, Ueber den Einfluss von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich theilenden Zellen. Ber. d. Deutschen Botan. Gesellsch. Bd. XIV, 1896.

kann dies nur so geschehen, dass dadurch entweder die physikalischen Eigenschaften des Protoplasma[1]) beeinflusst werden, so dass sie eine in bestimmter Richtung bipolare Ausbildung der Figur zulassen, oder dass dadurch complicirte Reizauslösungen eingeführt werden, die eine bipolare Orientirung gewisser Erscheinungen zur Folge haben. Immerhin spielt dabei eine grosse Rolle der Aggregatzustand des Protoplasmas, denn wäre dasselbe immer flüssig, so könnte von einer durch Zug oder Druck physikalisch hervorgerufenen Modification keine Rede sein. Es ist weiter ersichtlich, dass in verschiedenen Typen der Kerntheilung nicht dieselben Gesichtspunkte in Betracht kommen müssen. Bei der eben geschilderten bipolaren Ausbildung der achromatischen Figur können allerdings dieselben Umstände activ sein, wie bei der polycentrischen Ausbildung, doch lässt sich a priori sagen, dass es sich anders bei Zellen verhält, die ein Centrosoma enthalten.

Nicht immer hat das hyaline Gebilde eine ganz regelmässige Form. Meistens ellipsoidisch oder ovoidal (im letzteren Falle also polar heteromorph, Fig. 2, 3, Taf. III) erscheint es zuweilen, obzwar selten an einem Pole eingebuchtet oder zweispitzig (Fig. 10, Taf. III).

Zuweilen lässt sich seine unregelmässige Form auf die schiefe Lage eines abgeplatteten Kernes zurückführen. Indessen sind die erwähnten Unregelmässigkeiten äusserst selten. Ja, die sogar geometrisch regelmässige Form des hyalinen, den Kern umgebenden Gebildes ist in den weitaus meisten Fällen auffallend.

Der hyaline, den Kern umgebende Hof erscheint bald meridional gestreift. Nie treten unregelmässig verlaufende Fäserchen auf, von Anfang an convergiren dieselben zu den Polen, die jedoch nicht scharf zugespitzt sind. Die Figur hat noch eine tonnenförmige oder ovoidale Form. Die Streifung rührt von Fäserchen her, die zunächst im Innern des Gebildes auftreten, ob zwar seiner Peripherie fest anliegend. Diese verlaufen entweder von Anfang an von einem zum anderen Pole, oder sie erscheinen zuerst wie von einem Pole auswachsend, und enden sehr fein gegen den Aequator aus. Es ist möglich, dass einige im Aequator zusammentreffen und verwachsen, andere vielleicht von einem Pole bis zum anderen sich verlängern. Das ganze System dieser Fasern kann

[1]) Etwa wie in der Gelatine durch Druck oder Zug ihre Elasticität bestimmt gestaltet werden kann.

schon entwickelt sein, bevor noch die Kernwand verschwindet. Es erscheint dann der Kern im Innern eines tonnenförmigen, meridian gestreiften Körpers liegend, was besonders schön bei dikotylen Pflanzen hervortritt.

Sodann bilden sich an der Peripherie der hyalinen Plasmaansammlung Fasern, welche zu den sog. Mantelfasern werden. Denn die Chromosomen beginnen sich gleichzeitig zur Aequatorialstellung anzuordnen. Sobald nun die von den Polen auswachsenden Fasern mit den Chromosomen in Berührung kommen, richten sie sich auf (Fig. 1, Taf. III), wodurch die tonnenförmige, an den Polen abgerundete Gestalt der ganzen Figur verloren geht. Da diese Fasern an ihren Enden zu mehreren vereinigt bleiben, kann es zur Bildung einer garbenförmigen Figur kommen. Allerdings ist diese Garbe secundär entstanden. Die Umrisse des ursprünglichen hyalinen Gebildes sind noch immer ganz gut zu beobachten (Fig. 1, 6, 16, Taf. III). Nicht selten wird dabei seine Form unregelmässig, mehrspitzig (Fig. 15, Taf. III).

Diese Fasern sind nicht alle gleich lang (Fig. 38, Taf. III) und convergiren nicht in einem einzigen Punkte. Es ist jedoch wichtig, zu constatiren, dass auch bipolare, streng dicentrische Figuren direct aus dem tonnenförmigen Stadium sich differenziren können (Fig. 17, Taf. III), dass aber andererseits mehrpolige, garbenförmige Spindeln auch während der Metakinesis persistiren können (Fig. 37, Taf. III).

Die Form der ganzen Figur wird hier oft durch die räumlichen Verhältnisse der Zelle bedingt. In seitlich zusammengedrückten Zellen, wie solche besonders im jungen Dermatogen vorkommen, können sich die Chromosomen nicht in einem Kreise anordnen, auch die achromatische Figur ist dann zusammengedrückt; an einem Radialschnitt, wo die breite Fläche der Zellen getroffen wird, sieht man dann breite achromatische Figuren, deren Fasern nur schwach convergent verlaufen und nie in einem Punkte zusammentreffen (Fig. 37, Taf. III). An einem tangential geführten Schnitt erscheinen jedoch diese Figuren streng dicentrisch und schmal (Fig. 28, Taf. III). Bekanntlich kommen jedoch bei vielen dikotylen Pflanzen, besonders bei denen, welche durch kleine und kurze Chromosomen ausgezeichnet sind, wo die Zellen Raum genug für eine kreisförmige Anordnung bieten, sehr schwach convergirende oder sogar parallel verlaufende achromatische Fäserchen vor, so dass hier die Figur walzenförmig erscheint.

ne eingehende Beschreibung der beiliegenden Abbildungen
ohl den ganzen Process besser klar stellen als eine abstracte
ion.

g. 2, Taf. III, stellt den jüngsten Zustand des homogenen,
n Kern herum auftretenden Gebildes dar, das der achro-
ıen Figur Ursprung giebt. Die Kernmembran ist noch er-
an zwei gegenüberliegenden Kernpolen tritt ein heller, im
en Schnitt halbmondförmiger Streifen auf. Das ganze wird
ıem dichten Plasma umgeben, in dem sich zur Zellwand
ende Stränge differenziren.

g. 34, Taf. III. Das Gebilde ist an dem dem Vegetations-
zugekehrten Pole mehr entwickelt als an der gegenüber-
en Seite.

g. 8, Taf. III. Im hyalinen Gebilde erscheinen dicht an der
erie die ersten, meridional verlaufenden Fasern.

g. 6b, Taf. III. Die Fäserchen sind zuerst an dem gegen
getationspunkt gerichteten Pole aufgetreten.

g. 36, Taf. III. Der Kern erscheint in einem meridional
ten ovoidalen oder ellipsoiden Körper liegend. Die Kern-
ın ist bisher erhalten.

g. 17, Taf. III. An der Peripherie des Gebildes entwickeln
hlreiche Mantelfasern. Die Kernwand verschwindet. Die
somen ballen sich zu einem dichten Knäuel zusammen, um
r Aequatorialstellung anzuordnen (cf. auch Fig. 7, Taf. III).

g. 3, Taf. III. Die Membran verschwand an der dem
tionspunkt zugekehrten Seite früher, als an der entgegen-
n. An jener Seite ist auch das ovoidale Gebilde mächtiger
elt.

g. 1, Taf. III. Die Chromosomen sind in der Aequatorial-
. Die zu kleinen Bündeln vereinigten Mantelfasern richten
f. Die Umrisse des ursprünglichen hyalinen Gebildes sind
noch zu erkennen (cf. weiter Fig. 16, Taf. III).

g. 6a, 38, Taf. III. Die Bündel der Mantelfasern beginnen
einer mehrpoligen Figur zu vereinigen.

g. 37, Taf. III. Die Umrisse des hyalinen Gebildes gehen
ı, die Fasern der Centralspindel strecken sich gerade. Die
st bipolar, aber die Fasern convergiren nicht in zwei Centren
Seite der Figur).

g. 28, Taf. III. Schmale Seite einer plattgedrückten Figur.

Es wurde schon hervorgehoben, dass die Kernmembran ziemlich lange erhalten bleibt. Sie geht verloren meistens, wenn sich die Mantelfasern zu bilden beginnen, seltener schon früher. Bei diesem Process kann man keine Anhaltspunkte für die Ansicht gewinnen, dass sie etwas zur Bildung der achromatischen Elemente beiträgt.

Die Chromosomen individualisiren sich meist schon während der extranucleären Spindelbildung. Relativ früh ist dies z. B. im Kerne geschehen, der in Fig. 6b, Taf. III, abgebildet ist. Da, wo das Spirem polar angeordnet war, liegen auch die Chromosomen von Anfang an schön polar (Fig. 8, Taf. III). In vielen anderen Fällen lässt sich jedoch keine Polarität nachweisen. Die Chromosomen liegen da unregelmässig der Kernwand (Fig. 6b, 27, Taf. III) angeschmiegt. Unmittelbar vor dem Verschwinden der Kernmembran ist keine erhebliche Vergrösserung des Kerns wahrzunehmen. Nachdem dann die Kernmembran verschwunden ist, ballen sich die Chromosomen zu einem dichten Knäuel zusammen (Fig. 6, 17, Fig. III), was wahrscheinlich durch ihre activen Krümmungen verursacht wird. Bei Kernen, die langgestreckte, polar angeordnete Chromosomen gebildet hatten, sind dieselben in diesem Ballen dreimal gekrümmt. In diesem Ballen lagern sich die Chromosomen zur Aequatorialplatte um. Sind die Chromosomen kurz, stellen sie sich bei dieser Umlagerung den Spindelfasern parallel (Fig. 7, Taf. III). Die längeren zeigen keine regelmässige Stellung (Fig. 6a, Taf. III).

Die Aequatorialplatte hat ein sehr verschiedenartiges Aussehen und es ist schwer zu sagen, ob bei allen Kerntheilungen dieselben Stellungen durchlaufen werden. Die kurzen, leicht bogenförmig gekrümmten Chromosomen können einen ganz regelmässigen Kranz in der Aequatorialebene bilden (Fig. 37, Taf. III). Sind die Chromosomen länger und an einem Ende gekrümmt, liegen die geraden Schenkel parallel den Fasern zu beiden Seiten der Aequatorialebene (Fig. 1, Taf. III). Die längeren, U-förmig gebogenen Chromosomen können sternförmig angeordnet werden.

Es ist aus dem bisher Gesagten ersichtlich, dass die Kerntheilungen in verschiedenen Zellen sich in Einzelheiten vielfach abweichend gestalten. Dies hängt nicht nur davon ab, welchem Zellencomplex die betreffenden Zellen gehören, womit ja auch die Formen der Zellen zusammenhängen, sondern auch vom Alter der Zellen, von der Länge der Ruheperiode, die der Kern durchgemacht hat u. s. w.

Die grössten Unregelmässigkeiten kommen in den langgestreckten Zellen des Pleroms vor. Auch die Kerne sind hier langgestreckt, ihre Chromosomenmasse ist während des Spirems unregelmässig, oft in zwei Partien angeordnet. Da die Zellen sehr schmal sind, stellen sich die Aequatorialplatten schief und meistens kommt es gar nicht zur Ausbildung einer Aequatorialplatte. Dennoch fungirt der Theilungsmechanismus auch in diesen ungünstigen Verhältnissen gut und die Chromosomen werden richtig vertheilt, allerdings nicht simultan.

Am regelmässigsten gehen die Kerntheilungen nahe am Vegetationspunkt vor sich. Vor der Theilung erscheinen hier sehr zierliche polare Stellungen der Chromatinschleifen.

Da die Zellen ziemlich kurz sind und die Figur eine gewisse (minimale!) Länge erreichen muss, kommen oft schiefe Diagonalstellungen der Figuren vor.

Entfernt man sich vom Vegetationspunkt, werden die Zellen länger, auch die Kerne nehmen eine ovoidale oder ellipsoidale Form an (Fig. 21, Taf. III). Tritt der Kern zur Theilung, so kommt es nie zur Ausbildung einer regelmässigen polaren Anordnung der Chromatinschleifen. Hingegen verläuft hier die Metakinesis in einer geradezu schematischen Weise.

Für die Aufrichtung der Mantelfasern scheint mir deren Berührung mit den Chromosomen maassgebend zu sein. Auch Juel[1]) hat bemerkt, dass sich die Fasern senkrecht auf die Chromosomen stellen. Es lässt sich bei *Allium* beobachten, dass sich die Chromosomen in die Aequatorialstellung bewegen, ohne mit den achromatischen Fasern in Verbindung zu stehen. Als sie jedoch die Peripherie der ganzen achromatischen Figur erreicht haben, wobei sie in Berührung mit den Mantelfasern kommen, richten sie sich gerade auf. Da jedoch nicht alle Chromosomen simultan die Aequatorialstellung annehmen, geschieht auch diese Geradestreckung der Mantelfasern nicht simultan und es kann dadurch zu einer Polycentricität der Figur kommen.

Es wurde schon erwähnt, dass die Chromatinschleifen in verschiedenen Zellen verschiedenartige Form und Länge zeigen. Gerade solche Verschiedenheiten zeigt der Modus der Trennung ihrer

---

1) H. O. Juel, Die Kerntheilungen in den Pollenmutterzellen von *Hemerocallis fulva* etc. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXX.

Längshälften, so dass sich dafür kein einheitliches Schema ergeben kann.

Bei sehr kurzen Schleifen schien es mir, dass die Trennung simultan in der ganzen Länge zu Stande gekommen ist, in anderen, wo die Schleifen länger sind, trennen sich die Längshälften mehr oder weniger nach den bekannten Typen, wie dies aus den Fig. 38 und 39, Taf. III, ersichtlich ist. Auch hier findet man verschiedene Uebergange und es wäre ganz müssig, alle diese Formen abzubilden und zu beschreiben; es können ja neben homotypischen sehr schöne heterotypische Trennungsform vorkommen.

Während der Metakinesis zeigen meist die Schleifen die Form von U oder L, selten bleiben sie noch da stäbchenförmig oder nur schwach gekrümmt.

Vorläufig ist es sicher nicht rathsam, eine schematische Qualification der vegetativen Kerntheilung auf die Chromosomenform oder auf den Modus ihrer Trennung zu stützen.

Während der Metakinesis treten alle achromatischen Elemente in sehr distincter Weise hervor. Es sind dies zunächst die vom Pole zu den Chromosomen verlaufenden „Mantelfasern". Weiter diejenigen, welche von einem Pole zum anderen ununterbrochen verlaufen (Centralfasern). Diese können im Inneren der Mantelfasern liegen, oder sie umgeben die ganze Figur, sie liegen aussen[1]. Allerdings stellen sie kein einheitliches Gebilde vor, was schon aus ihrer ungleichen Structur und ihrem Schicksal hervorgeht. Das soll später dargethan werden.

Während der Metakinesis kommen nun neue achromatische Elemente zum Vorschein: 1. feine Fäserchen, welche die eben getrennten Chromosomen verbinden oder von denselben in das Cytoplasma auslaufen; 2. dicke Fasern, welche die Knickungsstellen oder die Mittelpunkte der Chromosomen verbinden.

Die ersten Fäserchen erscheinen sofort nach dem Auseinanderweichen der Chromosomenhälften. Gewöhnlich treten dieselben paarweise auf, seltener ist es ein Faden. Später, wenn die Chromosomen weiter sich von einander entfernt haben, zerreissen diese Fasern und strahlen frei ins Plasma aus. Interessanter sind die dicken, die Knickungsstellen der Chromatinschleifen verbindenden Fasern. Sie wurden schon wiederholt abgebildet, ihre Entwickelung jedoch nicht sichergestellt. Zunächst erscheinen dieselben als gleich

[1] Das gilt besonders für die Kerntheilungen in den Pollenmutterzellen von Larix.

dicke, gerade, homogene Fasern, welche die Knickungsstellen der zwei Schwesterchromosomen verbinden (Fig. 40, Taf. III) und, wie sich leicht feststellen lässt, hier auch inseriren. Sie entstehen neu bei dem Auseinanderweichen der Chromosomenhälften und verlängern sich zunächst in demselben Grade, wie die Chromosomen sich an die Pole bewegen. Jedem Chromosomenpaar kommt eine solche Faser zu (Fig. 4, Taf. III).

Später erscheinen diese Fasern verschiedenartig wellig gekrümmt (Fig. 19, Taf. III), was wohl darauf zurückzuführen ist, dass sie sich ungleich mehr verlängern, als die Chromosomen sich von einander entfernen. Im weiteren Verlaufe der Metakinesis werden sie grobkörnig (Fig. 19, 20, 26, Taf. III), welche Körnelung immer ausgeprägter hervortritt. Nicht selten berühren sich jetzt die seitlich gekrümmten Fasern, verlaufen über einander (Fig. 18, 41, Taf. III), so dass es dann scheint, dass sie netzartig mit einander verbunden sind (Fig. 22, Taf. III). Unterdessen giebt es auch Fälle, wo diese Fasern bis zu Ende der Metakinesis homogen bleiben.

Ueber die Rolle, die diese Fasern bei der Kerntheilung spielen, lässt sich vielleicht vermuthen, dass sie bei der Bewegung der Chromosomen zu den Polen activ thätig sind, vielleicht dadurch, dass sie dieselben an die Pole schieben. Dass die Chromosomen durch die Mantelfasern allein nicht bis an die Pole befördert werden, erhellt schon daraus, dass sich die Chromosomen noch weiter bewegen, wenn die Mantelfasern als solche nicht mehr bestehen. Ausserdem habe ich durch Messungen der Länge der achromatischen Figur gefunden, dass die Figur viel kürzer ist, als die Entfernung der Knickungspunkte der Schwesterchromosomen während der Anaphasis. Da also nicht bis ans Ende der Metakinesis die Mantelfasern die Bewegung der Chromosomen zu Stande bringen könnten, könnte man annehmen, dass es die eben beschriebenen dicken Fasern sind, welche die Chromosomen über die Pole geschoben haben.

Die dicken Fasern verfallen einer granulösen Degeneration. Die in ihnen erscheinenden Körnchen hängen Anfangs noch zusammen (Fig. 19, 20, Taf. III), nach der beendigten Metakinesis jedoch trennen sich dieselben (Fig. 18, Taf. III), ihre reihenweise Anordnung geht verloren und die Körnchen umgeben eine Zeit lang die persistirende Centralspindel (Fig. 22, Taf. III). Aber

auch im Innern der Spindel verdicken sich einige Fasern, werden dann körnig und zerfallen schliesslich.

Auch die Bündel der Mantelfasern haben sich unterdessen verändert. Je mehr sich die Chromosomen den Polen nähern, desto mehr verschwindet der faserige Charakter der konisch angeordneten Fäserchen, schliesslich verwandeln sich dieselben in eine homogene, die ursprüngliche konische Form noch behaltende Masse (Fig. 18, 41, Taf. III) um. Diese Masse ist jetzt dunkel färbbar, fast ganz homogen, später körnig (Fig. 9, Taf. III). Liess sie sich zunächst bei Anwendung der Dreifachfärbung violett färben, nimmt sie jetzt einen gelblich rothen Ton an, die Körnchen fliessen dann zusammen und man findet an Stelle der früheren homogenen Masse ein oder mehrere (Fig. 25, Taf. III) kugelige Körperchen, welche dieselben Eigenschaften zeigen wie der Nucleolus (Fig. 24, 25, 30, 31, Taf. III). Diese Körperchen liegen gewöhnlich in einer Vertiefung am Pole des sich reconstruirenden Kernes, sie werden später in's Kerninnere aufgenommen, aber auch hier können sie lange dem ehemaligen Pole nahe liegen. Rosen[1] zeichnet viele Abbildungen, die darauf schliessen lassen, dass auch bei den von ihm untersuchten Objecten die Nucleolen so entstanden sind, wie ich es eben für *Allium* beschrieben habe. Ich meine, dass man es hier mit einer wirklichen Umwandlung von achromatischen Fasern in Nucleolen zu thun hat. Diese Annahme würde ganz gut mit der in der letzten Jahren besonders von Strasburger und seinen Schülern begründeten Ansicht im Einklang stehen, dass Nucleolen kinoplasmatisches Material vorstellen.

Bekanntlich nehmen die Chromosomen, an die Pole angelangt, eine polare Anordnung an, ihre Enden verschmelzen miteinander, die Chromatinschleifen entsenden dann pseudopodienartige seitliche Fortsätze, die sich gegenseitig netzartig verbinden, die Chromatinsubstanz häuft sich zunächst an der Peripherie der Chromosomen (Fig. 32, Taf. III), löst sich dann in Körnchen auf, welche in die pseudopodienartigen Fortsätze einwandern. Um die neu entstehenden Kerne bildet sich dann ein hyaliner Hof aus (Fig. 25, 30, 31, Taf. III), in dem sich später das Kernreticulum ausbreitet.

Die Chromosomen, an die Pole angelangt, treten nämlich dicht zusammen, in dem Maasse jedoch, wie sich das Reticulum ausbildet

1) F. Rosen, Kerne und Kernkörperchen in meristematischen und sporogenen Geweben. Cohn's Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, Bd. VII.

und ihre Individualität verschwindet, wird der ganze hyaline Hof ausgefüllt, und an der Grenze zwischen dem Plasma und dem Hof bildet sich die Kernmembran. Eine Betheiligung der achromatischen Elemente an der Membranbildung gelang mir nicht zu constatiren. Jetzt werden auch die peripher liegenden Kernkörperchen in das Kerninnere aufgenommen (Fig. 35, Taf. III). Dabei treten um die sich reconstruirenden Kerne cytoplasmatische Strahlungen sehr schön zu Tage, besonders an der Polseite (Fig. 9, 25, 30, 31, Taf. III). Auch die vom Kerne zur Hautschicht verlaufenden Fasern sind in dieser Zeit noch erhalten (Fig. 9, Taf. III).

Hier sei noch bemerkt, dass die achromatischen Fäserchen oft netzartig verbunden erscheinen. Dies konnte entweder durch Schrumpfung hervorgerufen gewesen sein, wie dies sicher für die mit Flemming'scher Solution conservirten Objecte gilt, oder die netzartigen Verbindungen der Fasern bestehen auch schon in lebenden Figuren. Pollenmutterzellen von *Larix* und Sporenmutterzellen von *Equisetum palustre*, ganz gleich behandelt, zeigten auf Präparaten in dieser Hinsicht ein ganz differentes Verhalten. In den Figuren von *Larix* war eine deutliche netzartige Structur der Figur zu sehen, bei *Equisetum* jedoch nicht. An sehr feinen Querschnitten von Figuren aus der Wurzelspitze von *Allium* sah ich ebenfalls Queranastomosen. Obzwar das Alles Gerinnungsproducte sein können, muss man dennoch für diese nach gleicher Behandlung verschiedene Verhältnisse aufweisende Objecte schon im lebendigen Zustand präformirte Unterschiede annehmen. Worin diese Unterschiede bestehen, lässt sich vorderhand nicht sagen.

Ueber die Bildung der Zellplatte kann ich nicht viel Neues berichten. Ich konnte nur die alten Angaben von Strasburger und vielen anderen Beobachtern constatiren, dass sich während der Anaphasis eine stärker färbbare Substanz gegen den Aequator hin bewegt (Fig. 9, Taf. III) und dass, wenn dieselbe an den Aequator angelangt ist, neue Fasern entstehen. Dieselben waren zwar an ihrem Ende nicht selten mit den durchlaufenden Verbindungsfasern verbunden, nicht kleiner war aber auch die Anzahl derjenigen, welche frei zwischen denselben fein zugespitzt endigten. Diese waren nicht alle gleich lang, und es schien mir sehr wahrscheinlich zu sein, dass sie sich ganz neu in der färbbaren Substanz entwickelt haben.

Die Zellplatte erscheint oft in der Mitte uneben und unregelmässig wellig. Ganz gekrümmt erscheint sie immer da, wo in einer sehr schmalen Zelle die Tochterkerne nicht übereinander zu liegen

kommen. Die Kerne rücken bekanntlich während der Zellplattenbildung näher gegeneinander, so dass in kurzen oder schmalen Zellen, wo die Figuren früher schief oder diagonal stehen mussten, dieselben sich jetzt in die Quer- oder Längsachse stellen können. Dennoch giebt es Theilungen, wo die neue Zellplatte schief auf die alten Wände zu stehen kommt. Die neue Zellwand kommt jedoch im Verlaufe des späteren Wachsthums in die orthogonalen Trajectorien zu liegen.

Bei den meisten Zelltheilungen, die in der Wurzelspitze vorkommen, sind die durch eine Theilung entstandenen Tochterzellen ziemlich gleich gross. In der äussersten Rindenschicht von in Wasser kultivirten Wurzeln entsteht bei der Theilung, ungefähr von jener Stelle angefangen, wo die Zellenreihen gerade werden, immer eine hintere (obere) kleine und vordere grössere Tochterzelle, deren Grössenverhältniss ungefähr wie 1 : 2 sich verhält (cfr Fig. 43). Es wurde schon oben erwähnt, dass sich hier während der Prophasis der Kern in den hinteren Theil der Mutterzellen stellt (Fig. 2, Taf. III), und man findet dann auch die Theilungsfigur im hinteren Theile der Mutterzellen. Es ist nun wichtig zu constatiren, dass während der Theilung die beiden ungleich grossen Zellen genau dieselbe Chromatinmenge erhalten, dass jedoch die Zellplatte sich ein wenig nähert dem Kerne der kleineren Zelle. Aehnliche Angaben findet man bei Dębski und Swingle. Während der Anaphasis wächst jedoch der Kern der grösseren Zellen viel mehr heran als derjenige der kleineren Zellen.

Kernfragmentationen wurden nur in Zellen, die zu Gefässen werden, beobachtet. Einige abnorme Theilungen, wo der Kern sich nur partiell theilt und auch nur eine unvollständige Zellplatte gebildet wird, stimmten mit Juel's Angaben über abnorme Kerntheilungen bei *Hemerocallis fulva* überein.

Es erhellt aus den vorgehenden Angaben, dass sich die Einzelheiten der Kerntheilung im vegetativen Gewebe derselben Pflanze sehr verschiedenartig gestalten können. Bedingt wird dies entweder durch die Verschiedenheit der Gewebe, denen die sich theilende Zelle angehört, durch das Alter der Zelle, durch ihre Form u. s. w. Ein allgemein gültiges Schema lässt sich weder für die Ausbildung der Chromosomen, noch für ihre Form und Länge, noch für den Modus der Trennung ihrer Längshälften angeben.

Ueberall tritt jedoch eine von Anfang an bipolore Ausbildung der achromatischen Figur auf; diese Bipolarität kennzeichnet am besten die Theilungen im vegetativen Gewebe der Gefässpflanzen gegen die Theilungen, welche in den sporogenen Geweben vorkommen.

Schon in meiner vorläufigen, diesen Unterschied besprechenden Mittheilung habe ich darauf aufmerksam gemacht, dass die Ursache der erwähnten bipolaren Ausbilduug der achromatischen Figur in der Bipolarität der meisten vegetativen Organe — womit auch eine Bipolarität der Zelle verbunden ist — liegen kann. Diese Bipolarität ist allerdings mit Hinsicht auf die Form der Organe, die Richtungen des Stoffaustausches, Zug- und Druckverhältnisse u. s. w. gedacht. Experimentelle Untersuchungen, die ich über diese Fragen angestellt habe, bestätigen meine Ansichten. Ueber dieselben werde ich später berichten.

Die faserigen Elemente der Figur entstehen meistens ausserhalb des Kernes, im Kerninneren entwickelt sich eine ganz geringe Quantität von kinoplasmatischen Differenzirungen. Es konnte eine enge Beziehung zwischen Nucleolen und achromatischen Fasern festgestellt werden, welcher Befund die Ansicht bekräftigt, dass die Nucleolen kinoplasmatisches Reservematerial vorstellen. Die Nucleolen können nämlich bei *Allium* durch Umbildung von Mantelfasern entstehen und werden dann ins Kerninnere aufgenommen. Daneben entstehen auch im Kerninneren Nucleolen.

In verschiedenen Stadien der Theilung können neue faserige Differenzirungen entstehen und alte verschwinden, ihre Stellung verändern oder einer granulösen Degeneration unterliegen. Das Grössenverhältniss der Tochterzellen kann schon durch die Lage des Kernes und dann auch der Figur bestimmt werden, ja es kann auch die Zellplatte entsprechend verschoben werden.

Centrosomen kommen weder in ruhenden noch in sich theilenden Zellen vor; in einer unlängst erschienenen Abhandlung[1]) habe ich den Versuch gemacht, die Kerntheilungen mit und ohne Centrosoma zu vergleichen. Es hat sich herausgestellt, dass da, wo das Centrosoma fehlt, der Kern die Functionen desselben ausübt. Ob er dieselben erst während der phylogenetischen Entwickelung angenommen hat, oder ob ihm dieselben schon ursprünglich eigen waren, lässt sich vor der Hand nicht bestimmen. Es ist ja auch

1) B. Němec, Ueber die Centrosomen der thierischen Zellen und die homodynamen Organe bei den Pflanzen. Anat. Anzeiger 1898.

möglich, dass die Centrosomen während der phylogenetischen Entwickelung bei den Gefässpflanzen verloren gegangen sind. Bei den Kryptogamen sprechen viele Umstände für die Ansicht, dass die Centrosomen Derivate von Kernen sind, da sie hier bisher noch mit dem Kerne verbunden sind.

Was die Homodynamie selbst betrifft, so bin ich zur Ueberzeugung gekommen, dass die Centrosomen als Centrum der kinoplasmatischen Plasmaansammlungen und Differenzirungen fungiren, und da, wo die Centrosomen fehlen, kommt dieselbe Function den Kernen zu, wenigstens erscheinen dieselben topographisch dabei gerade so als Centra, wie sonst die Centrosomen. In dieser Hinsicht ist die multipolare Ausbildung der achromatischen Figur im sporogenen Gewebe nicht principiell von der bipolaren im vegetativen Gewebe der ungeschlechtlichen Generation verschieden. Aeussere Umstände, vielleicht auch die physikalische Beschaffenheit des Protoplasma könnten hier die vorhandenen Unterschiede bewirken.

Die morphologischen Unterschiede zwischen vegetativer Theilung und jener im sporogenen Gewebe bestehen darin, dass der hyaline Hof, in welchem sich die Fäserchen bilden, in vegetativen Zellen von Anfang an bipolar an den Polen der Kerne, die mit den Polen der Figur übereinstimmen, entwickelt ist; im sporogenen Gewebe umgiebt er dagegen von Anfang an gleichmässig den ganzen Kern — oder wenigstens nie ausgeprägt bipolar. Es ist hier jedoch zu bemerken, dass bei einigen Gymnospermen *(Ginkgo, Cycas, Picea)* sowie auch bei vielen Angiospermen *(Monstera, Roripa, Cucurbita)* der hyaline Hof in vielen Zellen während der Prophasis ganz den Kern umgiebt und nicht, wie es für *Allium* die Regel ist, nur an den Polen als kappenförmiges Gebilde sichtbar ist. Da liegt dann der Kern im Innern eines Ellipsoides, ungefähr wie es in Fig. 36, Taf. III, für einen bei *Allium* gefundenen Fall dargestellt ist. Dennoch bleibt auch hier die Bipolarität immer gut ausgeprägt und die Fäserchen entwickeln sich meridional, convergirend. Secundär können dann allerdings multipolare Figuren entstehen oder solche, bei welchen die Fäserchen parallel mit der Theilungsachse verlaufen.

Botanisches Institut
der böhm. Universität in Prag.

Figuren-Erklärung.

Tafel III.

Die Präparate wurden mit Hilfe eines Reichert'schen Semiapochromates $\left(\frac{1}{18}\right)$ eines Comp.-Oculars No 8 untersucht. Die Figuren wurden meist in kleinerem Maassstabe dargestellt). Alle Figuren beziehen sich auf Kerntheilungen in der Wurzelspitze von *Allium cepa*.

Fig. 1. Aequatorialplatte. Die Mantelfasern richten sich auf (Rindenparenchym)

Fig. 2. Um einen in die hintere Partie der Zelle gerückten Kern bildet sich die achromatische Figur polar-heteromorph aus (äusserste Rindenschicht).

Fig. 3. Die Kernmembran verschwindet an der dem Vegetationspunkt zuge-…ührten Seite früher als an der entgegengesetzten (ältestes Rindenparenchym).

Fig. 4. Diagonal stehende Figur mit dicken Verbindungsfasern.

Fig. 5. Kern einer alteren Zelle mit radial angeordnetem Reticulum.

Fig. 6a. Die Chromosomen beginnen sich zur Aequatorialplatte anzuordnen.

Fig. 6b Kern mit individualisirten Chromosomen und mit der Spindelanlage.

Fig. 7. Weiteres Stadium der Ausbildung der Aequatorialplatte.

Fig. 8. Schief stehende Spindelanlage.

Fig. 9. Ende der Metakinesis mit schöner Ausbildung der Plasmafasern.

Fig. 10. Spindelanlage. Das axile Plasma ist faserig differenzirt (Procambium).

Fig. 11, 12. Plasmaansammlungen um den im Spiremstadium befindlichen Kern.

Fig. 13 Kern einer jungen Zelle mit gleichmassig verbreitetem Chromatin. …n den Kern tritt die erste Plasmaansammlung auf.

Fig. 14. Anaphasis. Ein Nucleolus am Kernpole.

Fig. 15. Aequatorialplatte. Mehrcentrische achromatische Figur.

Fig. 16 Aequatorialplatte. Die Chromosomen sind kurz und leicht gebogen

Fig. 17 An den Polen der achromatischen Spindel ist eine Plasmaansammlung …eben. Die Chromosomen lagern sich zur Aequatorialstellung um.

Fig. 18. Ende der Metakinesis. Die dicken Fasern werden körnig.

Fig. 19, 20 Die dicken, die Chromosomen verbindenden Fasern.

Fig. 21. Unregelmässige Anordnung der Chromosomen im Kerne einer älteren Parenchymzelle.

Fig. 22a. Das axil in der Figur liegende achromatische Reticulum.

Fig. 22b. Ende der Metakinesis. Kornige Degeneration der dicken Fasern.

Fig. 23. Zweispitzige Spindelanlage.

Fig. 24. Nucleolen an den Polen der Tochterkerne.

Fig. 25 Am Pole eines Tochterkernes hat sich wahrend der Anaphasis ein …eolus gebildet.

Fig. 26. Metakinesis.

Fig. 27. Spindelanlage in einer jungen Periblemzelle.

Fig. 28 Eine abgeplattete Figur von der schmalen Seite gesehen (cf. Fig. 27).

Fig. 29, 30, 31. Anaphasis. Nucleolen am Pole.

Fig. 32. Chromosomenanastomosen während der Anaphasis.

Fig. 33. Spirem vom Pole aus gesehen (frühes Stadium).

Fig. 34. Zellenreihe aus der äussersten Rindenschicht (der Pfeil giebt die Rich-…g zum Vegetationspunkt an).

Fig. 35. Die Nucleolen werden in den Kern aufgenommen.

Fig. 36. Eine den Kern vollständig umgebende Spindelanlage (aus der Wurzelhaube).

Fig. 37. Eine plattgedrückte Figur von der breiten Seite gesehen (Dermatogen).

Fig 38, 39. Verschiedenartige Trennung der Längshälften der Chromosomen.

Fig. 40. Die zu einem Chromosomenpaar in Beziehung stehenden Fasern.

Fig. 41. Ende der Metakinesis. Die Mantelfasern sind in eine homogene Masse umgewandelt.

Fig. 42. Vor der Trennung der Chromosomenhälften.

Fig. 43. Die äusserste Rindenschicht (der Pfeil giebt die Richtung zum Vegetationspunkte an).

Ueber die Arbeitsleistung der Pflanzen bei der geotropischen Krümmung.

Von

Paul Meischke.

So zahlreich und mannigfaltig die Untersuchungen über Geo-
pismus sind, von der fundamentalen Arbeit Knight's an bis in
neuere Zeit, so verhältnissmässig gering waren bisher Beobach-
gen, die über die Verhältnisse der Belastung bei geotropischen
ümmungsvorgängen Aufschluss geben. Wohl betonten fast alle
rscher, die dieses Gebiet betraten, dass unter den verschiedenen
ctoren, die bei derartigen Vorgängen mitsprechen, die Belastung
ht die letzte Stelle einnähme, indessen fanden sich nur vereinzelte,
ar nebenbei gemachte Beobachtungen, die sich speciell auf diese
ge bezogen, in der botanischen Literatur vor. So stellte z. B.
chting[1]) bei dem Nachweise, dass die positiv-geotropische Ab-
tskrümmung gewisser Blüthenstiele, z. B. von *Papaver dubium*,
omniferum u. a., nicht durch die Last des Gynäceums bedingt
fest, dass diese Nutation auch bei Ausgleich der Last durch
engewichte stattfindet, resp. dass die Blüthenstiele bei der Auf-
tung noch die dreifache Last des Pistills zu heben vermögen.
h der Johnson'sche Versuch[2]) spielt in dieses Gebiet hinüber,
n er auch weniger dazu dienen sollte, die Intensität des durch
Schwerkraft ausgelösten Wachsthums zu messen, als vielmehr
Abwärtskrümmung in horizontale Lage gebrachter Wurzeln
haupt als actives Phänomen hinzustellen.

In umfassenderer Weise jedoch wurden erst in neuerer Zeit
Pfeffer[3]) die Fragen erörtert, die bei den durch geotropische

---

1) Vöchting, Bewegung der Blüthen und Früchte, 1882, p. 6.

2) Johnson, Edinburgh new phil. journal 1828, p. 312—317.

3) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Leipzig
— Uebrigens wies Pfeffer bereits 1875 (Die periodischen Bewegungen der

Krümmung bedingten mechanischen Leistungen in Betracht kommen und auch experimentell durch Versuche mit Grasknoten belegt. Vorliegende Untersuchungen bezweckten die Beobachtung der Arbeitsleistungen bei geotropischen Krümmungsvorgängen unter natürlichen Verhältnissen und die Ermittelung der Leistungsfähigkeit.

Ueber den Krümmungsvorgang an und für sich sind wir durch die Beobachtungen verschiedener Forscher[1]) orientirt. Vielleicht dürfte eine Recapitulation der verschiedenen Factoren, die hierbei mitsprechen, nicht unangebracht sein, zumal bei ihrer Bedeutung für die hier zu erörternde Frage. Dabei soll vorläufig nur von negativ geotropischen Organen die Rede sein.

Ohne die verschiedenen Umstände, von denen die Form des Krümmungsbogens abhängig ist, ausgedehnt behandeln zu wollen, führt Pfeffer[2]) als in's Gewicht fallend an „die mit der Krümmung veränderliche Lage der Theile gegen die Richtung von Licht oder Schwerkraft, das allmähliche Erlöschen des Wachsthums in älteren Partien und zusammenhängend damit die Verschiebung der Zonen maximalen Wachsthums", ferner die Dicke der Objecte wegen ihrer Bedeutung für ansehnlichere Krümmung dünner resp. geringere Bewegung dickerer Pflanzentheile bei Voraussetzung gleicher Wachsthumsdifferenz der antagonistischen Seiten. Hieran schliesst sich noch als wichtiger Factor die Biegungsfestigkeit und Elasticität der arbeitenden Zonen einerseits und die Schwere des zu hebenden Sprosstheiles andererseits, wie auch die Tragfähigkeit des unterhalb der activen Zonen liegenden Theiles insofern in Betracht kommt, als er, falls er nicht kräftig genug ist, die auf ihn ruhende Last nur unter entsprechender Ausbiegung zu tragen vermag. Nach alledem ist es selbstverständlich, dass von dem Endeffect nicht auf die verschiedenen Phasen des Krümmungsvorganges selbst geschlossen werden kann, wenn auch als Endresultat eine verticale Stellung des Sprosses, soweit es ihm je nach seinen Eigenschaften mehr oder weniger möglich war, zu Stande kam. D

Blattorgane, p. 111) darauf hin, dass horizontal gelegte und in negativ geotrop[illegible] Krümmung begriffene Pflanzentheile ansehnliche Gewichte zu heben vermögen[illegible] De Vries wies 1880 (Landw. Jahrb., Bd. X, p. 481) auf die enormen Leistunge[illegible] Grasknoten bei der geotropischen Aufrichtung hin.

1) Besonders durch die Arbeiten von Julius Sachs, darunter: „Ueber W[illegible] thum und Geotropismus aufrechter Stengel" (Flora 1873, p. 324 ff. Illustration[illegible] in: „Arbeiten d. botan. Institute in Würzburg, III. Bd.).

2) Pfeffer, Physiologie, I. Aufl., II. Bd., p. 311.

selbe gilt natürlich auch für die äusseren Leistungen der einzelnen Zonen bei der geotropischen Krümmung, die sich nicht ohne genaue Kenntniss des Vorganges in seinen einzelnen Theilen feststellen lassen.

Am einfachsten wäre die Bestimmung dieser Leistung bei Objecten, die einem einfachen Winkelhebel entsprächen, da in solchen Fällen mit zunehmender Aufrichtung die Entfernung des Schwerpunktes vom Drehpunkte und damit auch das für diesen bezügliche statische Moment entsprechend geringer wird. Diesen Fall bietet z. B. der Grasknoten[1]) wenigstens annähernd. Steht hier — und dies gilt auch für alle anderen Fälle geotropischer Aufrichtung — bei der Horizontallage dem grössten statischen Momente auch der geringste Widerstand von Seiten der späteren Concavseite gegenüber, so vermehrt sich doch andererseits mit zunehmender Krümmung bei zwar abnehmendem statischen Momente der Widerstand der passiv comprimirten Oberseite. Da wir es aber mit wachsenden Objecten zu thun haben, so entsteht häufig noch durch Längswachsthum des zu hebenden Theiles, auch schon ohne Vermehrung seines Gewichtes, eine Verschiebung seines Schwerpunktes und damit Erhöhung des statischen Momentes zu Ungunsten der thätigen Zone. Indessen wird diese Vermehrung bei kürzerer Dauer des Krümmungsvorganges wohl meist nur gering sein. Abgesehen von isolirten Grasknoten finden wir diesen einfachen Fall z. B. bei Gräsern, wo nur der älteste Knoten eine Krümmung ausführt, da die jüngeren noch nicht dazu befähigt sind[2]), wie sich besonders schön bei *Zea mais* beobachten lässt, wo an der ungetheilten Pflanze im Knoten eine Krümmung von 90°, unter Umständen noch mehr, eintritt, oder auch bei solchen Gräsern, deren Wachsthum schon so weit vorgeschritten ist, dass nur noch der jüngste Knoten im Stande ist, eine Aufrichtung des Gipfelstückes, wenn auch häufig kaum noch bis zur Verticalen, zu bewerkstelligen. Auch bei den allerdings ohne Wachsthum, nur durch Veränderung der Expansionskraft zu Stande kommenden geotropischen Bewegungen der Blattpolster gewisser Pflanzen[3]), z. B. *Phaseolus*, tritt keine weitgehende Verschiebung des Drehpunktes ein.

---

1) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung, 1893, p. 410.

2) l. c. — R. Barth, Die geotropischen Wachsthumskrümmungen der Knoten. Inaug.-Dissertation, Leipzig 1894, p. 8 f.

3) Pfeffer, Die periodischen Bewegungen der Blattorgane, 1875, p. 138 f.

Complicirter werden die Verhältnisse, wenn mehrere s
fähige Complexe, wenn vorläufig auch noch durch inactive
von einander getrennt, bei der geotropischen Aufrichtung im
sind, wie bei Gräsern mittleren Alters, bei denen mehrere
nacheinander in Action treten oder zeitweilig gleichzeitig a
Angenommen, die mittleren Knoten begännen die Krümmu
werden doch, bevor die Aufrichtung des vorderen Theiles v
ist und die an ihm befindlichen Knoten der Einwirkung der S
kraft entzogen sind, auch diese oberen Knoten anfangen, s
der Hebung des Gipfels zu betheiligen. Hat dieser die V
erreicht, so tritt aber noch kein Stillstand ein, da in den o
Knoten einerseits die Wirkung des einmal ausgelösten Reize
plötzlich erlischt, sondern durch Nachwirkung eine weitere
mung bewirkt, die zum Ueberbiegen des oberen Theiles ü
Verticale hinaus führt. Ist schon durch blosses Aufricht
Spitzentheiles eine Abnahme des statischen Momentes f
älteren, noch unterhalb der Verticalen befindlichen Knoten e
so erfährt dieses durch das Ueberbiegen noch eine weiter
minderung[1]), die um so höher sein wird, je mehr sich die
Knoten, bei denen in Folge ihres höheren Alters das zur
mung nöthige Wachsthum langsamer eintritt und die vielleich
diese Verminderung der Last zur Krümmung gar nicht b
sind, an der Action betheiligen. Die übergebogenen, geg
Verticale geneigten Knoten percipiren dann von Neuem geotro
Reiz, aber nicht gleichsinnig, wie zu Anfang des Versuche
dern es kommt jetzt auf der anderen (bei Beginn der Aufr
oben gelegenen und durch das Ueberbiegen nach unten gera
Seite ein stärkeres Wachsthum[2]) und damit völlige Aufrichtu
Gipfeltheiles zu Stande unter Vermehrung des statischen Mo
für die noch mehr oder weniger horizontal liegenden Knoten.
hatten inzwischen Zeit, die während des Ueberbiegens gew
günstige Stellung zu fixiren. In Pflanzen mit zahlreicheren
Knoten (bei *Zea mais* sah ich bis zu sieben in Thätigkeit)
wir, zumal bei geringerer Länge der Internodien, den Ueb
zu denen, bei welchen die activen Zonen nicht durch inacti
es bei Gramineen und gewissen anderen Pflanzen die Inter

---

1) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung, 1893, p. 410.

2) Dass damit die Wachsthumsfähigkeit des Grasknotens erschöpft is
Sachs (Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. I, p. 205).

sind) getrennt sind. Das Ueberbiegen über die Verticale hinaus mit nachfolgendem Ausgleich dieser Ueberkrümmung führt hier in gewissen Fällen zur vorübergehenden Bildung einer typischen S-Form.

Wie mit fortschreitender Aufrichtung eine fortgesetzte Verringerung des statischen Momentes für die basalen Zonen resp. Knoten verbunden ist, lässt sich leicht experimentell verfolgen, wenn die Objecte an der betreffenden Zone abgeschnitten und in horizontaler Lage der Einwirkung der Schwerkraft ausgesetzt werden (am besten im feuchten Raume). Zu jeder beliebigen Zeit lässt sich dann das jeweilige statische Moment ermitteln, wobei natürlich bei starkem Ueberbiegen die Verminderung am meisten hervortritt. So betrug z. B. für den basalen Knoten einer *Impatiens glanduligera* zu Anfang des Versuches das statische Moment 3492 g. Nachdem die Krümmung, die im Spitzentheil zuerst eintrat, bis zum zweitältesten Knoten fortgeschritten war, betrug es für den ältesten Knoten nur noch 2790 g (700 g oder rund $^1/_5$ Verminderung). Als der obere Theil durch Ueberbiegen 30° gegen die Verticale geneigt war, sank das statische Moment auf 1793 g, so dass bei einer gleichmässigen Vertheilung dieses Werthes auf den Querschnitt nur noch 28,8 g auf 1 qmm entfielen, während es zu Anfang des Versuches 52,1 g waren. In ähnlicher Weise sank für die untere Wachsthumszone eines *Cucurbita*-Hypokotyles das statische Moment von 1021,8 g auf 459,8 g, als der basalwärts laufende Krümmungsbogen nur noch 8 mm von dieser Zone entfernt war. In einem anderen Falle fiel das statische Moment von 945,7 g auf 778 g bei 65 mm Entfernung des Krümmungsbogens von der basalen Zone und auf 392,25 g, als die Krümmung bis auf 25 mm Entfernung vorgeschritten war. Bei einem *Helianthus*-Keimling liess sich eine Verminderung des statischen Momentes von 37,8 g auf 28,1 g verfolgen. Bei derartigen Objecten ist also diese Abnahme der zu bewältigenden Last für die basalen Zonen mit zunehmender Aufrichtung hervorragend und leicht erklärlich, da durch die Lage der Hauptlast der Schwerpunkt sehr weit nach der Spitze zu liegt[1]).

---

1) So wog bei einem *Cucurbita*-Keimling das Hypokotyl nur 3,05 g, während die Kotyledonen bei einer Oberfläche von je 55,16 qcm allein 6 g wogen. Bei derartigen Pflanzen tritt die Bedeutung der basipetalen Krümmung bei damit verbundener Verminderung des statischen Momentes für die basalen, noch activen Zonen um so mehr hervor, da bei dem nahezu cylindrischen Bau dieser Hypokotyle die basalen Zonen meist keine bedeutend grossere Querschnittsflache haben als die jüngeren, die

Eine wenn auch nicht so bedeutende, wie bei den eben angeführten Beispielen, so doch immerhin beträchtliche Verminderung wurde an einigen anderen Pflanzen beobachtet. Bei einer kurz vor der Blüthe stehenden *Agrostemma Githago* begann die Krümmung im Spitzentheil. Nachdem dieser aufgerichtet war, trat der zweitjüngste Knoten, der dadurch nur noch ein statisches Moment von 158,3 g (anstatt 185,6 g) zu bewältigen hatte, in Action und hob den vor ihm liegenden Theil um 45° über die Horizontale empor. Für den dritten Knoten sank dadurch das statische Moment auf 385,6 g, während es zu Anfang des Versuches 455,8 g und nach Aufkrümmung des Spitzentheils noch 419,1 g betragen hatte, und er trat noch so weit in Action, dass das vor ihm liegende Internodium um 11° über die Horizontale zu liegen kam. In ähnlicher Weise betrug bei einer *Avena sativa* var. *nuda* die Verminderung des statischen Momentes durch Aufrichtung des rispentragenden Theiles im jüngsten Knoten um 27° für den dritten Knoten rund 500 g; durch Betheiligung des zweiten Knotens an der Krümmung, die den Spitzentheil um weitere 13° der Verticalen näherte, war für den dritten Knoten eine Abnahme des statischen Momentes von 600 g bedingt.

Da aber der Verlauf der geotropischen Aufrichtung von verschiedenen Factoren abhängig ist, wird er nicht immer dem oben entworfenen Bilde entsprechen, sondern mehr oder weniger Modificationen erfahren. So tritt mit zunehmendem Alter eine Verschiebung der Wachsthumszonen meist mit gleichzeitiger Verlängerung oder aber Verkürzung derselben ein. In letzterem Umstande aber liegt eine Gefahr für das Zustandekommen der Aufrichtung. Denn kommt die Pflanze dann in horizontale Lage, wenn ihr Längswachsthum resp. ihre Wachsthumsfähigkeit nur noch gering ist oder zu erlöschen droht, so kann es vorkommen, dass es trotz kräftiger Reizbarkeit nicht mehr zur Aufrichtung kommt. Das geringe Wachsthum genügt entweder nicht mehr zur Ueberwindung der inneren Widerstände, oder es reicht nicht aus, die Last des Sprosses zu heben. Dass letzterer Umstand in solchen Fällen wirklich den Ausschlag geben kann, liess sich leicht an Hypo-

---

zudem noch durch grössere Wachsthumsfähigkeit im Vortheile sind. (Bei demselben Hypokotyl betrug die Querschnittsfläche:

oben	28,1 qmm,
in der Mitte	23,6 „
unten	28,4 „)

kotylen, z. B. von *Helianthus annuus* und *Cucurbita pepo*, beweisen, deren Kotyledonen eine relativ grosse Last für den hypokotylen Theil darstellen [1]). An der zunehmenden Ausbildung der Plumula lässt sich sehr gut der Zeitpunkt bestimmen, wo das Längswachsthum des Hypokotyls zu erlöschen droht. Bevor dies eintrat, wurden die Objecte horizontal gelegt, 14 Stunden liegen gelassen und darnach diejenigen ausgesondert, die eine, wenn auch nur schwache Krümmung ausgeführt hatten [2]). Einem Theile der übrigen wurden als Controlexemplaren die Kotyledonen belassen den anderen wurden sie, dicht an der Anheftungsstelle, abgenommen. Um zu erfahren, ob etwa das Entfernen der Kotyledonen durch Wundreiz u. s. w. eine besondere Rückwirkung [3]) hervorriefe, wurde bei der Hälfte der operirten Pflanzen das verlorene Gewicht der Kotyledonen genau durch angehängte Bleistückchen ersetzt. Nach 12stündigem Belassen der Pflanzen in Horizontallage (unter Dunkelcylindern) standen diejenigen, denen die Kotyledonen belassen oder abgeschnitten und durch Belastung substituirt waren noch horizontal, während die übrigen Hypokotyle sich in allen ihren Theilen bis zur Verticalen erhoben hatten, bis auf zwei *Cucurbita*-Keimlinge, die noch 16° bezw. 20° gegen die Verticale geneigt waren und ihre Stellung auch fernerhin ebenso beibehielten, wie die anderen Exemplare. Auch der Ausgleich der durch die Kotyledonen bedingten Last durch ein über eine Rolle laufendes Gewicht von gleicher Schwere führte in solchen Fällen noch zur

---

1) Siehe p. 341, Anmerkung.

2) Von der veränderten Stellung der Kotyledonen natürlich abgesehen.

3) Wie vorsichtig man bei solchen Schlussfolgerungen zu sein hat, zeigt die Entwickelung der Ansicht über das Nicken (Nutiren) gewisser Blüthen (*Papaver*, *Anemone pratensis*, *Clematis* u. a.). Sachs und andere Forscher hielten die Nutation für die Folge des relativ hohen Gewichts für den dünnen Blüthenstiel. Frank's Ansicht (Beitr. z. Pflanzenphys., 1868, p. 53 ff.), dass diese Nutation auf positivem Geotropismus beruhe, wurde von De Vries (Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, I, p. 229) scheinbar widerlegt, indem er die Blüthenknospen abschnitt und nun negativ geotropische Aufrichtung des von seiner Last befreiten Blüthenstieles beobachtete. Vöchting (Bewegungen der Blüthen und Früchte, 1882, p. 6) fand dann, dass diese Aufrichtung nach Entfernung des Pistills auch noch vor sich ging, wenn dem Stiele selbst das dreifache Gewicht des Gynäceums angehängt wurde. Damit stimmt andererseits die schon vorher gemachte Beobachtung Wyplel's (Beitr. z. näheren Kenntniss der Nutation, Sep.-Abdr. a. d. österr. botan. Zeitschr. 1879, p. 20) überein, dass diese Nutation trotz einer durch das doppelte Gegengewicht herbeigeführten Entlastung nicht ausgeglichen wurde, sondern, falls der Versuch bei Beginn der Nutation ausgeführt wurde, diese auch weiterhin wuchs.

geotropischen Aufrichtung. Ein ähnliches Verhalten zeigen gewisse Liliaceen, deren häufig nur basales Wachsthum mitunter nicht mehr genügt, eine Hebung des Blüthenschaftes zu bewerkstelligen, wenn dieser Fall auch erst nach der Blüthezeit resp. Befruchtung eintreten dürfte. Auch bei den Gramineen muss bei der apicalen Lage des Fruchtstandes mit seiner zunehmenden Schwere dieser Zeitpunkt trotz aller sonstigen Leistungsfähigkeit[1]) des Knotens einmal eintreten, zumal seine Wachsthumsfähigkeit mit zunehmender Reife ausklingt.

Hieraus ist leicht ersichtlich, dass unter Umständen mit der, mitunter sogar nur theilweisen Aufrichtung die Maximalleistung erreicht ist und eine geringe Mehrbelastung den Eintritt einer Krümmung überhaupt verhindern oder es doch wenigstens nicht zur völligen Aufrichtung kommen lassen würde. Daher ist die Bedeutung des Eintrittes der ersten geotropischen Krümmung in den wachsthumsfähigsten Zonen nicht zu unterschätzen, weil mit dem Fortschreiten der Krümmung nach den älteren Theilen der Pflanze in Folge der Verminderung des statischen Momentes an die weniger wachsthumsfähigen Zonen verminderte Anforderungen gestellt werden[2]).

Je günstiger die verschiedenen Factoren für die Aufwärtskrümmung werden, desto entfernter wird die normale Inanspruchnahme der geotropischen Hubkraft von der Maximalleistung liegen. Natürlich darf nicht vergessen werden, dass die selbstregulatorische Thätigkeit der Pflanze auch im Bedarfsfalle in einem correlativen Wachsthum ihren Ausdruck finden kann, wie wir es z. B. bei in Zugspannung versetzten Collenchymsträngen[3]) finden. Dies ist

1) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung, 1893, p. 395.

2) Nicht unwesentlich kommt hierbei auch das Ueberbiegen (s. p. 340 f.) der jüngeren Theile über die Verticale hinaus in Betracht, denn je mehr es zu gegebener Zeit stattfindet, desto geringer ist das zu bewältigende statische Moment. In dieser Hinsicht dürfte dem Ueberbiegen ein gewisser Nutzen in solchen Fällen nicht abzusprechen sein, wo erst durch die damit verbundene Verminderung des statischen Moments den basalwärts gelegenen Zonen eine Betheiligung an der Aufrichtung ermöglicht wird, wenn auch die Frage offen bleibt, ob der gewonnene Nutzen dem Zeit- und Kraftaufwand, der mit dem Ausgleich der Ueberkrümmung verbunden ist, die Waagschale hält. Nicht einzusehen jedoch ist der Nutzen des Ueberbiegens, wenn die basalen Zonen auch ohne die damit verbundene Verminderung der Last die Hebung besorgen können, und der Fall ist gar nicht selten, wo die älteren Theile erst in Action treten, nachdem die Ueberkrümmung der jüngeren Partien schon wieder ausgeglichen ist.

3) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung, 1893, p. 401.

insofern wichtig für die Ermittelung der normalen und maximalen Arbeitsleistung der Pflanze bei der geotropischen Aufrichtung, als diese Aussenarbeit, die gewissermassen nur den Rest einer in Arbeit umgesetzten Summe von Energie darstellt, veränderlich wird mit correlativen Vorgängen im Innern der Pflanze.

Methode.

Behufs Bestimmung der mit der geotropischen Aufrichtung verbundenen Arbeitsleistung wurde die Höhe der Last festgestellt, die für die jeweilig arbeitenden Zonen als statisches Moment in Betracht kommt, und zwar wurde dieses, um eine Einheit zu haben, in allen Fällen für einen Hebelarm von 1 mm Länge berechnet. Da wir bei der Ungleichwerthigkeit der Gewebecomplexe über die Arbeitsvertheilung auf den Querschnitt, die überdies während des Vorganges noch Verschiebungen erleidet, noch nicht völlig aufgeklärt sind, wurde zum Vergleich der erhaltenen Werthe der ganze Querschnitt zu Grunde gelegt[1]). Nur bei gewissen Gräsern[2]) wurde der bei der Hebung inactive Halmtheil nicht mit zur Berechnung zugezogen, ebenso nicht der inactive Blatttheil gewisser Knoten, z. B. *Tradescantia zebrina*. Dasselbe gilt für die Lage des Drehpunktes (der neutralen Achse, wie sie in Bewegungsorganen gewisser Blätter der Gefässbündelcylinder[3]) darstellt) und die Lage des Schwerpunktes[4]). So müssten bei kreisrundem Querschnitte z. B., wenn der Schwerpunkt in die Mitte zu liegen käme, die erhaltenen Werthe durch die Länge des Radius dividirt werden, während bei Annahme des Schwerpunktes der parallelen Kräfte an der unteren Seite (bei Krümmung Convexseite) eine Division durch die Länge des Durchmessers stattzufinden hätte[5]).

Die Ermittelung des statischen Momentes kann auf mehrfache Weise geschehen. Bei grossen Objecten genügt zur Ermittelung

---

1) Die Bestimmung der Querschnittsfläche geschah nach der in Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung, p. 263 angegebenen Methode durch Abzeichnen (je nach Grösse starker oder schwächer vergrössert) und Wägen des Papierausschnitts.

2) De Vries, Landw. Jahrb 1880, Bd. 9, p. 482. — Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung, 1893, p. 391. — R. Barth, Die geotropischen Wachsthumskrümmungen der Knoten, Leipzig 1894, p. 4 f.

3) Pfeffer, Periodische Bewegungen, 1875. p. 3 u. 99.

4) Pfeffer, Druck und Arbeitsleistung, 1893, p. 392 f.

5) l. c., p. 394 f.

des Schwerpunktsabstandes mitunter schon ein Balanciren auf einer Schneide; durch Multiplication dieses Abstandes von der Basis (in Millimetern) mit dem Gesammtgewichte erhält man das in Bezug auf diesen Punkt gesuchte statische Moment[1]). Bei kleineren Objecten sowie bei solchen, bei denen ein Balanciren durch irgend welchen Umstand erschwert oder unmöglich war, wurde auf folgende Weise verfahren. An dem Ende eines Waagebalkens einer gleicharmigen Waage wurde ein Stück Glasrohr unverrückbar befestigt, nachdem die Waagschale entfernt war. Die Differenz des Gewichtes wurde durch Anhängen eines Gläschens mit Bleischrot ausgeglichen. Für Objecte von nur geringem Durchmesser konnte in die auf dem Waagebalken befestigte Glasröhre noch eine entsprechende zweite eingeschoben werden, wobei natürlich die Gewichtsdifferenz durch Herausnahme von Schrot aus dem Gläschen wieder auszugleichen war. Diese Glasröhre diente dem eingeschobenen Objecte als Halter. Dieses Gewicht wurde nun bestimmt (als p), dabei der Abstand des der Waagezunge zunächst liegenden Endes des zu untersuchenden Pflanzentheiles von dieser gemessen (als l_1), ebenso die Länge des ganzen Waagebalkens (als l). Nachdem dann noch das absolute Gewicht des Sprosses festgestellt war (als p_1), konnte die Entfernung des Schwerpunktes (x) von der Basis des Objectes resp. das für die Grundzone bezügliche statische Moment (m) für 1 mm langen Hebelarm berechnet werden nach den Formeln:

$$\frac{p\,l - p_1\,l_1}{p_1} = x \text{ und } p\,l - p_1\,l_1 = m.$$

War das zu beobachtende Object nicht in Horizontallage, sondern in einem Winkel (α) gegen die Verticale geneigt, so ist dies zu berücksichtigen und m sin. α das gesuchte statische Moment. Für Versuche mit grösserer Belastung dienten Waagen mit höherer Tragkraft.

Die maximale Hubleistung der Pflanzen wurde nur in geringer Anzahl von Fällen durch Anhängen von Gewichten zu bestimmen versucht. Es dürfte dies wohl auch eine weniger genaue Resultate versprechende Methode sein. Denn da mit höheren Anforderungen an die Pflanze im Verlaufe des Experiments eine Accommodation, soweit möglich, verbunden zu sein pflegt, diese aber zeitweise sich selbst überlassen bleiben mussten, so konnte es leicht eintreten,

1) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung, p. 410.

dass die Aufrichtung eintrat, ehe die maximale Belastung erreicht war, also die so erhaltenen Werthe zu tief lagen. Deshalb wurde die durch die Schwerkraft ausgelöste Energie, soweit sie in der Hubkraft äusseren Ausdruck findet, in den weitaus meisten Fällen als Druckleistung bestimmt.

Als Dynamometer diente ein gerade gezogenes Stück einer Uhrfeder, das am vorderen Ende einen Zeiger [von Holz[1])] trug, der gegen eine Bogentheilung spielen konnte. Der Widerstand der Feder, die in einer Klemmschraube am Bogen angebracht war, konnte je nach dem Objecte durch Ein- und Ausschieben verändert werden. Für sehr leistungsfähige Pflanzen wurden besonders starke Federn verwendet (so z. B. bei *Zea mais* und *Saccharum*). Eine am vorderen Federrande befestigte Drahtschlinge diente dazu, die Verbindung mit der arbeitenden Pflanze mittelst Fadens, der gegen Einfluss der Feuchtigkeit gewachst war, oder bei sehr leistungsfähigen Objecten mittelst Drahtes zu bewerkstelligen. Die Pflanze wurde meist an demselben Stativ derart über der Feder befestigt, dass der den Zug der Pflanze übermittelnde Faden lothrecht zum Zeiger stand. Bei Pflanzen mit starkem Längswachsthum liegt nun die Gefahr nahe, dass die Energie desselben mit zum Ausdruck gelangt, sowie der Winkel, den Faden und Zeiger bilden, ein spitzer wird, also zu hohe Werthe erhalten werden. Auch lehrten die Beobachtungen, dass in solchen Fällen häufig ein Ausbiegen der Pflanzen nach der Seite stattfand und dadurch das Experiment verloren ging. Diesen beiden Uebelständen wurde durch entsprechendes Vorschieben des Bogens mit dem Zeiger in wirksamer Weise vorgebeugt. Am Schlusse des Experiments wurde dann der Winkel, den Faden und Zeiger bildeten, gemessen und bei dem Ausgleich des Enddruckes durch Gewichte berücksichtigt. Zu diesem Zwecke wurde der in gleichem Winkel angreifende Faden, der am anderen Ende ein Schälchen trug, über eine Rolle geleitet und dann die nöthigen Gewichte aufgelegt, um den Zeiger in die Stellung zu bringen, die er bei Maximalleistung der Pflanze einnahm. Dieses Gewicht (plus Gewicht des Schälchens) stellte den von der Pflanze ausgeübten Zug dar und wurde mit Vortheil bei Ermittelung des statischen Momentes an oben beschriebener Waage

---

1) Der Holzzeiger wurde paraffinirt, die Feder mit Vaseline eingefettet und der Bogen aus Carton durch wiederholtes Durchziehen durch Schellacklösung möglichst gegen Einfluss der Feuchtigkeit geschützt.

in den Fällen der Pflanze angehängt, wo nach Abnehmen von der Druckfeder in kurzer Zeit eine mehr oder weniger starke Krümmung eintrat und dadurch der erhaltene Werth zu gering ausgefallen wäre. In den anderen Fällen, wo dies nicht zu befürchten war (z. B. bei einzelnen Grasknoten), ergab eine einfache Addition des durch Multiplication des ausgeübten Zuges (in Grammen) mit dem Abstande des Angriffspunktes dieser Kraft vom Drehpunkte (der activen Zone) erhaltenen Werthes zum normalen statischen Moment den Maximalwerth.

Bei Bestimmung der Leistung der durch die Schwerkraft in Blattgelenken ausgelösten Expansionskraft resp. eines ausgelösten Wachsthums, wie sie Pfeffer bereits 1874 ausführte, diente ebenfalls, wie dort, ein Hebeldynamometer[1]).

Für die Erreichung der höchsten Leistung ist es von grösster Wichtigkeit, dass ein Ausbiegen der Pflanzentheile vermieden wird, da es mitunter nur dann zu erheblicher mechanischer Aussenleistung kommt[2]). Ohne Verhindern des Ausbiegens ist einer eventuellen Mehrleistung durch die Tragfähigkeit der Pflanze eine Grenze gesetzt und es kommt dann häufig zur Bildung von ∾-Formen[3]). Ist die active Bewegung auf festliegende Gewebecomplexe (Blattgelenke oder Knoten) beschränkt, so kann ein Umgypsen resp. Schienen mit Draht oder Holz unter Freilassen der Bewegungszonen angewendet werden, so dass dadurch jedes Ausbiegen der unbetheiligten Zonen verhindert wird. Anders ist es bei den übrigen Pflanzen; bei ihnen schreitet das Längswachsthum fort, womit auch meist die Zonen des grössten Wachsthums eine Verschiebung erleiden. Deshalb muss das zu untersuchende Object in der Widerlage gleiten können, damit es nicht zu unliebsamen Wachsthumsstörungen kommt, die ohnehin nicht ganz ausgeschlossen sind, wenn sich die Krümmung über grössere Strecken ausdehnt, im Versuche aber nur in einer kurzen Strecke möglich ist. Deshalb wurde eine Widerlage gegen Ausbiegen geschaffen durch Um-

---

1) Pfeffer, Periodische Bewegungen, 1875, p. 145.

2) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung, 1893, p. 388. Ueber die geringen Leistungen der Wurzeln eben in Folge des von ihrer plastischen Eigenschaft abhängigen Ausbiegens Einiges am Schlusse dieser Arbeit.

3) Vergl.: Frank Schwarz, Der Einfluss der Schwerkraft auf das Längewachsthum der Pflanzen (Pfeffer, Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen, I, I, (1889), p. 80 f.).

geben mit Rohr *(Phragmites)* von entsprechendem Durchmesser[1]) bis zur Zone des grössten Wachsthums. Dieses Rohr wurde dann noch unverrückbar befestigt. Auch der über der freien Wachsthumszone liegende, gewöhnlich nur kurze Theil des Sprosses wurde mit Rohr umgeben, soweit dies möglich war, um das der Verbindungsfaden mit der Druckfeder befestigt wurde, so dass nicht zu befürchten war, der Spross möchte zerschnitten werden. Auf diese Weise wurde gewissermassen künstlich eine Art Gelenk geschaffen, das allerdings im Verlaufe des Experiments durch Längswachsthum der Pflanze eine Verlängerung erfuhr. Das liess sich auch nicht verhindern etwa dadurch, dass beide Rohrschienen an der Oberseite durch ein Charnier verbunden wurden, denn in diesem Falle würde eine von der Schwerkraft unabhängige Krümmung an der Verbindungsstelle, also am Charnier die Folge des fortschreitenden Längswachsthums sein[2]).

Um den ungünstigen Einfluss, den das Umschliessen der Stengel mit Rohr mit sich brachte[3]), einigermassen zu hemmen, wurde das Rohr, soweit angängig, siebartig durchlöchert.

Im Freien wurde nur ein geringer Theil der Versuche ausgeführt, besonders weil die Monate Mai und Juni, die das meiste und beste Material für derartige Versuche bringen, im Jahre 1898 besonders reich an stürmischen Regentagen waren. Ganz ausgeschlossen war der Gebrauch des Federapparates im Freien, so dass dort die Experimente nur durch Belastung der Objecte ausgeführt werden konnten. Zu diesem Zwecke dienten leinene Säckchen, die eine Veränderung der Belastung durch Vermehrung oder Verminderung ihres Inhalts an Bleistücken oder Steinen erlaubten.

---

1) Bei Objecten von starkem Durchmesser (z. B. *Zea mais*) wurde das Ausbiegen resp. eine angestrebte Krümmung von Knoten, die nicht in Action treten sollten, dadurch verhindert, dass in gewissen Intervallen kleinere Strecken mit dünnem Carton umgeben und an einem gemeinsamen Stabe fixirt wurden.

2) Vergl. Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung, 1893, p. 388 ff.

3) Zumal durch günstige Temperatur bedingtes schnelleres Längenwachsthum liess es häufig nicht bis zur Maximalleistung kommen, da in solchen Fällen schliesslich ein grösserer Theil des Stengels als nur die Zone maximalen Wachsthums ungeschient war und diese freien Theile durch theilweises Ausbiegen die angestrebte Aussenleistung verringerten. Daher lassen sich wohl auch die in den Wintermonaten erzielten theilweise höheren Werthe von *Helianthus*-, *Lupinus*- und *Cucurbita*-Keimlingen erklären gegenüber den bei höheren Temperaturen gewonnenen Resultaten des Frühlings resp. Sommers, zudem Hypokotyle als solche kein unbeschränktes Längenwachsthum besitzen.

Allerdings dürfte, wie bereits erwähnt, auf diese Weise eine genaue Controlirung der Maximalleistung nicht erreicht sein.

Die überwiegende Zahl der Versuche wurde im Gewächshause unter Zutritt des Lichts ausgeführt. Wenn hierbei auch nicht zu verhehlen ist, dass gewisse Beeinflussung durch Licht[1]), insbesondere durch Heliotropismus möglich war, so dürfte indess derselbe für diese Studien nicht besonders in Betracht kommen. Zu bemerken ist auch noch, dass Gewächshauspflanzen einen, mitunter wesentlich, anderen Habitus aufweisen, als die im Freien aufgewachsenen, die unter dem Einfluss von intensivem Licht und von durch den Wind bedingtem mechanischen Zuge gedrungener sind und vor Allem kräftigere Ausbildung der mechanischen Elemente aufweisen[2]). Ein derartiger Unterschied erlaubt indessen keinen sicheren Schluss auf den Endwerth der geotropischen Hubleistung, denn solche Freilandpflanzen haben wohl eine grössere Tragfähigkeit voraus, aber damit sind auch die zu überwindenden inneren Widerstände vermehrt[3]), die, soweit sie nicht eine correlative Vermehrung des Wachsthums aufnehmen können, einen entsprechend grösseren Theil der von der Pflanze aufgewandten Energie zu ihrer passiven Dehnung beanspruchen. Deshalb hat die Methode des Messens dieser Energie als Druckleistung bei Verhinderung der Krümmung den Vortheil,

---

1) So zeigte z. B. v. Mohl zuerst, dass durch Heliotropismus der Geotropismus völlig überwunden werden kann, so dass negativ geotropische Organe gezwungen sind, abwärts zu wachsen. De Vries (Sachs, Arbeiten d. botan. Instituts in Würzburg, Bd. I) führt unter den die Richtung bilateralsymmetrischer Pflanzentheile bedingenden Factoren neben Belastung und geotropischer Eigenschaft auch das Licht als mitwirkend an. Wiesner (Denkschr. d. kais. Akad. d. Wissensch., Wien 1879, p. 181) fand, dass das Sonnenlicht unter Umständen das Längenwachsthum und damit die geotropische Aufrichtung völlig zu sistiren vermag, während wiederum durch Unterstützung des gleichsinnig gerichteten Heliotropismus bei Grasknoten die Aufrichtung schneller vor sich geht (Wiesner, Bewegungsvermögen d. Pflanzen, 1881). Auch E. Stahl (Ber. d. Deutsch. Botan Gesellsch. 1884, p. 383) spricht von Beeinflussung der Qualität des Geotropismus von Nebenwurzeln und Rhizomen durch Belichtung, ebenso (p. 397) von Beschleunigung der geotropischen Krümmung durch das Licht.

2) Auch dürfte hier (nach Kohl) der Unterschied des Feuchtigkeitsgehaltes der Luft, der die Transpiration beeinflusst, mitsprechen. — Vergl. Haberlandt, Phys. Pflanzenanatomie, p. 173.

3) Thatsächlich tritt bei solchen Freilandpflanzen die geotropische Aufrichtung unter sonstigen gleichen Verhältnissen langsamer ein. Besonders schön war dieser Unterschied bei *Impatiens glandulifera* zu beobachten, wo ein Kultiviren im Gewächshaus schon in wenigen Tagen diese Veränderung gegen im Freien gelassene Pflanzen hervortreten liess.

dass dabei diese Widerstände nur wenig in Betracht kommen, mithin auch diese Differenz fast ganz wegfällt.

Bei Ermittelung der Maximalleistung wurde zugleich das statische Moment für die betreffende Zone bei Horizontallage des zu hebenden Theiles ohne Belastung festgestellt, so dass gleichzeitig eine vergleichende Uebersicht der normalen Leistungen, wenigstens annähernd, gewonnen wurde[1]). Auch diese Werthe wurden, wie die Maximalleistungen, behufs Vergleich gleichmässig über den ganzen Querschnitt vertheilt gedacht, und der auf 1 qmm entfallende Werth unter einer Rubrik angeführt.

Versuche mit Hypokotylen.

Die Versuchspflanzen wurden in kleinen Töpfen in Erde gezogen. Von grosser Wichtigkeit für das Gelingen der Versuche ist das rechtzeitige Anstellen derselben, d. h. solange die Hypokotyle noch energisches Längswachsthum zeigen[2]). Die Blumentöpfe wurden behufs leichterer Wasserversorgung in einem gewöhnlichen Topfuntersatz befestigt und zwar so, dass das Hypokotyl horizontal lag.

a) *Lupinus albus.*

Datum	Versuchsdauer	Querschnittsfläche	Statisches Moment für 1 mm			
			A. Gesammtleistung		B. Auf 1 qmm entfallen	
			α) normal	β) maximal	α) normal	β) maximal
a	b	c	d	e	f	g
16. XI. 97	98 Stund.	3,99 qmm	32,1 g	216,7 g	8,05 g	54,3 g
16. XI. 97	118 „	19,44 „	53,9 „	758,2 „	2,77 „	39,0 „
17. XI. 97	80 „	9,28 „	23,0 „	403,6 „	2,48 „	43,5 „
21. VI. 98	39 „	9,6 „	31,5 „	342,2 „	3,27 „	35,65 „
21. VI. 98	48 „	12,57 „	38,0 „	235,3 „	3,03 „	18,72 „

1) Die Angaben über diese normalen Leistungen sind auf diese Weise allerdings in den Fällen etwas höher ausgefallen, als sie in Wirklichkeit sind, wo durch rücklaufende Krümmung das statische Moment für die betreffende Zone eine Verminderung zu erfahren pflegt; sie müssten also eigentlich noch von Fall zu Fall um ein Bestimmtes reducirt werden, um die wirklichen statischen Momente bei normal verlaufender Krümmung darzustellen.

2) Siehe p. 343.

b) *Helianthus annuus.*

Datum	Versuchs-dauer	Quer-schnitts-fläche	Statisches Moment für 1 mm			
			A. Gesammtleistung		B. Auf 1 qmm entfallen	
			α) normal	β) maximal	α) normal	β) maximal
a	b	c	d	e	f	g
12. XI. 97	96 Stund.	3,15 qmm	4,8 g	120,6 g	1,21 g	38,27 g
13. XI. 97	72 „	9,62 „	15,7 „	386,0 „	1,7 „	41,7 „
28. IV. 98	72 „	8,78 „	19,97 „	339,0 „	1,01 „	38,63 „
28. IV. 98	54 „	8,69 „	15.6 „	264.8 „	1,79 „	30,47 „
29. IV. 98	64 „	7,48 „	5,7 „	224,5 „	0,76 „	30,01 „

c) *Cucurbita pepo.*

20. XI. 97	82 Stund.	27,49 qmm	102,5 g	1357,4 g	3,73 g	49,38 g
4. XII. 97	120 „	36.0 „	246,7 „	1796,1 „	6,85 „	49,89 „
4. XII. 97	72 „	24,7 „	146,5 „	1173,0 „	5,85 „	47,5 „
3. V. 98	55 „	26,54 „	250,6 „	1389,5 „	9,44 „	52,35 „
11. V. 98	102 „	25,44 „	345 2 „	972,9 „	13,57 „	38,24 „
11. V. 98	72 „	24,26 „	274,8 „	795,2 „	11,33 „	32,73 „
13. V. 98	65 „	23,8 „	296,3 „	1642,5 „	12,45 „	69.01 „
13. V. 98	64 „	31,0 „	388,5 „	1632,3 „	12,53 „	52,65 „
14. V. 98	72 „	29,4 „	216,9 „	1198,5 „	7,38 „	40,76 „
16. V. 98	96 „	35.4 „	345,6 „	1734,7 „	9,76 „	49,0 „
17. V. 98	78 „	20,7 „	162,4 „	883,6 „	7,85 „	42 69 „

Versuche mit Epikotyl von *Phaseolus multiflorus.*

Die Pflanzen wurden gleichfalls in Töpfen gezogen. Auch hier darf der richtige Zeitpunkt zur Anstellung des Versuchs nicht versäumt werden, da das Längswachsthum im Epikotyl bald erlischt. Die Epikotyle wurden bis zur Zone maximalen Längswachsthums geschient, nur bei Versuch No. 5 war die Pflanze am Grunde über den Kotyledonen durch Umgypsen fixirt, sonst aber frei, während bei dem letzten Versuche der obere Theil geschient und nur die äussersten noch wachsenden Zonen nach dem Grunde zu frei waren. In beiden Versuchen bezieht sich auch das gefundene statische Moment auf diese äussersten noch activen Zonen.

Epikotyl von *Phaseolus multiflorus.*

No.	Datum	Versuchsdauer	Querschnittsfläche	Statisches Moment für 1 mm			
				A. Gesammtleistung		B. Auf 1 qmm entfallen	
				α) normal	β) maximal	α) normal	β) maximal
	a	b	c	d	e	f	g
1	13. XI. 97	102 Stund	9,43 qmm	24,0 g	679,9 g	2,55 g	72,1 g
2	12. I. 98	96 „	23,67 „	149,4 „	1798,0 „	6,31 „	75,96 „
3	9. VII. 98	42 „	11,4 „	36,0 „	714,0 „	3,16 „	62,63 „
4	9. VII. 98	38 „	13,7 „	117,8 „	757,8 „	8,6 „	55,31 „
5	9. VII. 98	40 „	12,0 „	60,2 „	818,1 „	5,01 „	68,17 „
6	10. VII. 98	43 „	15,7 „	80,7 „	1725,3 „	5,14 „	109,89 „

Versuche mit Blattpolstern von *Phaseolus multiflorus.*

Die Versuche wurden mit den primären Bewegungsgelenken er Primordialblätter [1]) angestellt. Zu diesem Zwecke wurden die flanzen, die sich in Töpfen befanden, durch Umgypsen des Epiotyls am Grunde derart fixirt, dass der Gypsguss die beiden änder des Blumentopfes gleich einer Brücke verband, um bei dem mkehren der Pflanzen um 180° das Herausfallen zu vermeiden. er Blattstiel wurde durch Befestigen an einem Hölzchen gestützt, m ein Ausbiegen zu vermeiden, nur das Polster blieb frei. Am nde des Stäbchens wurde noch ein Draht befestigt, der mit dem ebeldynamometer [2]) in Verbindung gebracht wurde, nachdem das pikotyl soweit gebogen und fixirt war, dass der Blattstiel nur och wenig unter der Horizontalen lag. Die Wasserversorgung onnte leicht durch die Abflussöffnung des Blumentopfes, die nach em Umdrehen desselben oben lag, bewerkstelligt werden. Auch ier ist das Alter der Pflanze von bedeutendem Einfluss auf den Endeffect.

Bei Ermittelung der statischen Momente wurde, ebenso wie bei später angeführten Versuchen mit Knoten, die Mitte des Polsters in Betracht gezogen.

1) Pfeffer, Periodische Bewegungen, 1875, p. 8.
2) l. c., p. 138 ff.

Blattpolster von *Phaseolus multiflorus.*

Datum	Versuchsdauer	Querschnittsfläche	Statisches Moment für 1 mm			
			A. Gesammtleistung		B. Auf 1 qmm entfallen	
			α) normal	β) maximal	α) normal	β) maximal
a	b	c	d	e	f	g
27. VII. 98	104 Stund.	11,8 qmm	69,1 g	217,75 g	5,25 g	18,46 g
3. VIII. 98	123 „	15,4 „ [1]	252,5 „	1143,15 „	16,4 „	74,23 „

Versuche mit *Tradescantia zebrina.*

Zu diesen Versuchen wurden gut angewurzelte Stecklinge verwendet, die noch keine Seitenzweige gebildet hatten. Die geotropische Aufrichtung wird vorwiegend im dritt- und auch viertjüngsten Knoten ausgeführt und diese wurden auch auf ihre Leistungsfähigkeit hin geprüft (im Versuch No. 6 und 7 der viertjüngste, in den übrigen der dritte). Die Pflanzen wurden derartig geschient, dass nur der betreffende Knoten frei war. Durch Umlegen des Blumentopfes kamen die Versuchsobjecte meist etwas unter die Horizontale zu liegen. Bei dem Querschnitt wurde die inactive Blattscheide [2] nicht mit zur Berechnung gezogen.

Knoten von *Tradescantia zebrina.*

No.	Datum	Versuchsdauer	Querschnittsfläche	Statisches Moment für 1 mm			
				A. Gesammtleistung		B. Auf 1 qmm entfallen	
				α) normal	β) maximal	α) normal	β) maximal
	a	b	c	d	e	f	g
1	26. XI. 97	146 Stund	19,55 qmm	74,2 g	455,8 g	3,8 g	23,31 g
2	17. II. 98	118 „	16,84 „	136,0 „	375,6 „	8,07 „	22,3 „
3	17. II. 98	97 „	15,65 „	111,8 „	390,0 „	7,14 „	24,92 „
4	18. II. 98	126 „	13,67 „	74,8 „	384,4 „	5,46 „	28,12 „
5	18. II. 98	128 „	10,0 „	54,35 „	317,0 „	5,44 „	31,7 „
6	7. VI. 98	72 „	22,3 „	323,1 „	1006,0 „	14,49 „	45,1 „
7	7. VI. 98	83 „	19,5 „	317,95 „	907,2 „	11,17 „	46,52 „
8	17. VI. 98	98 „	32,55 „	159,8 „	921,4 „	4,9 „	28,3 „
9	17. VI. 98	68 „	21,3 „	99,0 „	676,0 „	4,65 „	31,73 „

1) Von diesen 15,4 qmm Querschnittsfläche entfielen nur 1,6 qmm auf den Gefässbündeltheil. Betreffende Pflanze war ausserordentlich kräftig gewachsen, die Blattfläche z. B. betrug 144,8 qcm, woraus sich auch die bedeutende normale Leistung erklärt.

2) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung, 1893, p. 391.

Versuche mit *Tulipa suaveolens* Rth. var.

Tulipa zeichnet sich ebenso wie *Narcissus* und *Hyacinthus*, mit denen gleichfalls Versuche angestellt wurden, dadurch aus, dass die Zone ihres stärksten Wachsthums basal liegt[1]), wodurch an derartige Pflanzen ziemlich hohe Anforderungen bei der geotropischen Aufrichtung gestellt werden. Ausserdem befinden sich an dem Blüthenschafte noch ziemlich bemerkbare Wachsthumszonen an den Stellen, wo die Blätter sitzen. Durch die Thätigkeit dieser Zonen wird bei der geotropischen Aufrichtung gewöhnlich die Blüthe zuerst gehoben und so für die basale Zone die zu bewältigende Last bedeutend verringert. Da der Blüthenschaft aber bis in die Nähe der Basis geschient war, so kam die Action dieser Zonen nicht zur Geltung. Die Versuche wurden angestellt, ehe die Pflanzen aufblühten, da nach dem Blühen die Fähigkeit zur geotropischen Aufrichtung rasch schwindet.

Blüthenstengel von *Tulipa*.

Datum	Versuchsdauer	Querschnittsfläche	Statisches Moment für 1 mm			
			A. Gesammtleistung		B. Auf 1 qmm entfallen	
			α) normal	β) maximal	α) normal	β) maximal
a	b	c	d	e	f	g
12. I. 96	74 Stunden	35,26 qmm	766,74 g	3231,54 g	21,75 g	91,65 g
12. I. 98	54 „	23,76 „	493,2 „	2062,6 „	20,76 „	87,4 „
21. I. 98	67 „	12,57 „	273,0 „	876,2 „	21,72 „	69,7 „
21. I. 98	72 „	25,52 „	464,6 „	1962,0 „	18,2 „	76,88 „

Versuche mit *Narcissus pseudonarcissus*.

Solange die Pflanze noch nicht blüht, ist ein kräftiges basales Wachsthum vorhanden, das aber nach der Blüthe ausklingt, daher die Versuche vor dem Aufblühen begonnen wurden. In Versuch No. 5—7 war der Schaft durch Befestigen an ein Stäbchen bis in die Nähe der Basis geschient, bei den übrigen Versuchen dagegen frei.

---

1) Vergl. Sachs, Flora 1873, p. 322 und Sachs, Lehrb. d. Botanik, 1874, IV. Aufl., p. 821.

Blüthenschaft von *Narcissus pseudonarcissus.*

No.	Datum	Versuchs-dauer	Quer-schnitts-fläche	Statisches Moment für 1 mm			
				A. Gesammtleistung		B. Auf 1 qmm entfallen	
				α) normal	β) maximal	α) normal	β) maximal
	a	b	c	d	e	f	g
1	29. I. [illegible]	48 Stund.	31,6 qmm	481.4 g	2403,0 g	15,23 g	76,04 g
2	31. I. 98	168 „	39,39 „	678,8 „	4630,0 „	17,23 „	117,54 „
3	3. II. [illegible]	120 „	38,68 „	1009,95 „	5094,7 „	26,11 „	131,71 „
4	8. II. 98	144 „	33,69 „	319,87 „	2057,25 „	9,5 „	61,06 „
5	4. II. [illegible]	140 „	29,58 „	1818,0 „	5155,8 „	61,46 „	174,3 „
6	12. II. [illegible]	168 „	44,54 „	2901,4 „	9373,5 „	65,14 „	210,45 „
7	12. II. 98	161 „	25,68 „	1792,4 „	6430,0 „	69,79 „	250,39 „

Versuche mit *Hyacinthus orientalis.*

Bei *Hyacinthus* sind in Horizontallage die statischen Momente für die activen basalen Zonen durchschnittlich sehr hohe. Bei dem Umlegen musste der Blüthenstand solange gestützt werden, bis Accommodation der Pflanze stattgefunden hatte resp. das durch die Schwerkraft ausgelöste Wachsthum das Stützen entbehrlich machte, da sonst ein Abbrechen des Schaftes an der meist dünneren Basis unvermeidlich gewesen wäre [1]). Trotzdem brachten sie es noch zu einer theilweise grösseren Aussenleistung, als wie die Aufrichtung unter normalen Verhältnissen erfordert hätte. Dieser Werth würde bei Versuch No. 3 jedenfalls noch höher ausgefallen sein, wenn nicht wegen eintretender Torsion, die ein Umfallen des Schaftes mit sich brachte, der Versuch hätte abgebrochen werden müssen.

Blüthenschaft von *Hyacinthus orientalis.*

Datum	Versuchs-dauer	Quer-schnitts-fläche	Statisches Moment für 1 mm			
			A. Gesammtleistung		B. Auf 1 qmm entfallen	
			α) normal	β) maximal	α) normal	β) maximal
a	b	c	d	e	f	g
24. I. 98	48 Stunden	49,53 qmm	3447,6 g	8310,6 g	69,6 g	167,8 g
24. I. 98	63 „	64,02 „	3983,0 „	9658,1 „	62,2 „	150,86 „
27. I. 98	52 „	55,7 „	6165,7 „	8096,9 „	110,7 „	145,4 „

1) Besonders noch dadurch erklärlich, dass die Pflanzen aus dem Treibhause stammten.

Versuche mit *Polygonum sachalinense.*

Bei *Polygonum sachalinense* wird die Krümmung im ganzen Internodium ausgeführt. Nachdem die Zone maximalen Zuwachses an zwei im Freien wachsenden Sprossen durch zweimaliges Messen der Internodien (bei 24 Stunden Zwischenzeit) festgestellt war, wurde der eine davon nach dem Umlegen[1]) von der Spitze an bis auf 70 mm Entfernung von dieser Zone durch mit Steinen gefüllte Säckchen belastet. Ein erstrebtes Aufrichten wurde durch allmähliche Vermehrung der Last verhindert. Nachdem so der Spross 5 Tage lang horizontal gelegen hatte, trat unvermuthet während der Nacht Aufwärtskrümmung in der 193 mm vom obersten Knoten entfernten Zone ein, sodass der Versuch (No. 1) abgebrochen werden musste. Der Spitzentheil des zweiten, etwas kräftigeren Sprosses wurde in einer Ausdehnung von 25 cm mit Hilfe eines Stabes geschient und nach dem Umlegen des Sprosses gleichfalls mit Säckchen belastet. Hier trat nach 6 Tagen in der ungeschient gelassenen Strecke über Nacht Krümmung ein. Die erhaltenen Werthe sind in der folgenden Tabelle angegeben, die Maximalleistung dürfte aber wohl noch höher liegen.

Polygonum sachalinense.

No.	Datum	Versuchsdauer	Querschnittsfläche	Statisches Moment für 1 mm			
				A. Gesammtleistung		B. Auf 1 qmm entfallen	
				α) normal	β) maximal	α) normal	β) maximal
	a	b	c	d	e	f	g
1	9. V. 98	120 Stund	61,04 qmm	2929 g	14345 g	47,9 g	235,0 g
2	9. V. 98	144 „	125,0 „	23274 „	56925 „	186,2 „	455,4 „

Versuche mit *Asparagus officinalis.*

Die Versuchsobjecte (im Freien) wurden wie die vorigen behandelt, nur bei ihrer, wenigstens anfangs, geringen Tragfähigkeit beide geschient.

---

1) Geschah durch äusserst vorsichtiges Umbiegen am Grunde um 90° und Befestigen durch kreuzweise in die Erde gesteckte Stäbe.

Asparagus officinalis.

No.	Datum	Versuchsdauer	Querschnittsfläche	Statisches Moment für 1 mm			
				A. Gesammtleistung		B. Auf 1 qmm entfallen	
				α) normal	β) maximal	α) normal	β) maximal
	a	b	c	d	e	f	g
1	4. V. 98	70 Stund.	66,7 qmm	6073,0 g	12670,0 g	91,0 g	189,9 g
2	7. V. 98	48 „	40,4 „	2077,8 „	4765,3 „	51,4 „	118,4 „

Versuche mit *Zea mais.*

Zu diesen Versuchen dienten ganze Pflanzen von Pferdezahnmais, die schon im April in Töpfe ausgesät und im Gewächshause gelassen wurden, bis die wärmere Jahreszeit ein Kultiviren im Freien gestattete, wodurch sich die Pflanzen sehr kräftigten, trotzdem sie in den Töpfen verblieben, die allerdings in die Erde eingegraben wurden. 8 Tage vor Anstellung der Versuche wurden die Maispflanzen in grössere Töpfe umgesetzt und am Grunde des Steugels durch einen Gypsguss fixirt. Bei den beiden ersten Versuchen (sie wurden sämmtlich im Gewächshause angestellt) wurde der zweitälteste [1]) Knoten geprüft, in den folgenden der dritte und vierte [2]). Die übrigen Knoten wurden mit Hilfe eines Stabes an der Krümmung verhindert. Zur Ermittelung der entwickelten Hubkraft dienten besonders starke und breite Federn, die dem Biegen einen grossen Widerstand entgegensetzten. Der erstrebten Krümmung wurde bald nach Anfang des Versuches ein erheblicher Gegendruck eingestellt [3]). Da die Wasserverdampfung ausserordentlich lebhaft vor sich geht, so musste sorgfältig darauf geachtet werden, dass die Erde in den Töpfen nie trocken wurde. Das unter normaler Leistung angegebene statische Moment bezieht sich

---

1) Der älteste Knoten, an dem die ersten Adventivwurzeln hervorzubrechen pflegen, betheiligte sich nach einem Versuche mit einem gleichalten Exemplare nicht an der geotropischen Aufrichtung.

2) Es ist jedoch zu bemerken, dass die Pflanzen bei Anstellung der Versuche nicht von gleichem Alter waren, denn da diese innerhalb eines Zeitraumes von 4 Wochen ausgeführt wurden, waren die letzten Versuchsobjecte natürlich weiter entwickelt als die ersten. Eine vergleichende Uebersicht über die Leistungsfähigkeit der verschiedenen Knoten, etwa wie p. 360 f. von *Avena*, giebt also diese Aufstellung nicht.

3) Vergl. Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung, 1893, p. 398.

ıf die Leistung, die der betreffende Knoten bei Horizontallage ıs Sprosses zu vollbringen hätte, wenn in ihm allein, ohne Mitrkung anderer Knoten, die Aufrichtung ausgeführt würde.

Zea mais.

o.	Datum	Versuchsdauer	Querschnittsfläche	Statisches Moment auf 1 mm			
				A. Gesammtleistung		B. Auf 1 qmm entfallen	
				α) normal	β) maximal	α) normal	β) maximal
	a	b	c	d	e	f	g
1	25. VII. 98	144 Stund.	283,5 qmm	36015 g	122021 g	127,0 g	430,4 g
2	3. VIII. 98	117 „	117,8 „	10710 „	44919 „	90,9 „	381,3 „
3	13. VIII. 98	169 „	432,0 „	190650 „	391525 „	431,3 „	906,3 „
4	21. VIII. 98	123 „	471,2 „	133620 „	437790 „	283,6 „	929,1 „

Versuch mit *Saccharum officinarum* L.

Zu diesem Versuche, der im Warmhause angestellt wurde, nte der drittälteste Knoten einer kleinen Pflanze. Die übrigen oten wurden an der Krümmung mit Hilfe eines Stabes verdert, wodurch gleichzeitig einem Ausbiegen des Sprosses vor›eugt wurde. Bei der Querschnittsfläche wurde beachtet, dass ˙ohl der Blatttheil, als auch der umschlossene Stengeltheil des otens bei der auszuführenden Krümmung activ [1]) sind.

Saccharum officinarum L.

atum	Versuchsdauer	Querschnittsfläche	Statisches Moment auf 1 mm			
			A. Gesammtleistung		B. Auf 1 qmm entfallen	
			α) normal	β) maximal	α) normal	β) maximal
a	b	c	d	e	f	g
XII. 97	17 Tage	380,01 qmm	182916 g	558246 g	481,2 g	1468,68 g

Versuche mit isolirten Grasknoten.

Die Anstellung der Versuche geschah in der Weise, dass dem ıoten ober- und unterhalb ein Halmstück belassen wurde [2]). Der ter dem Knoten liegende Theil wurde durch Eingypsen in einem

1) R. Barth, Die geotropischen Wachsthumskrümmungen der Knoten, 1894, p. 34.
2) Vergl. Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung, 1893, p. 389.

[illegible] Füllung mit feuchtem Sande, in [illegible] die Wasserversorgung bezweckte. [illegible] Knoten [illegible] Halmtheil erhielt eine Festigung [illegible] eines Glasröhrchens, in das er ein-[illegible]. [illegible] der Knoten frei. Geprüft [illegible] dritte Knoten. Der vierte Knoten [illegible] bei Isolation, nur mit kleinen [illegible] geringe Last repräsentirten, [illegible] Krümmung [illegible] Bei Feststellung der Querschnitts-[illegible] Stengeltheil [1]) des Knotens nicht mit in [illegible]. Hier wurde gleich zu Anfang des Versuches [illegible] eingestellt. Unter den Rubriken „normale [illegible] die statischen Momente für die einzelnen Knoten [illegible] Lage des noch ungekrümmten Halmes angegeben [illegible] Knoten also eigentlich etwas zu hoch). Anderer-[illegible] bedenken, dass in den hier erhaltenen Maximalwerthen [illegible] dem Widerstande der bei eintretender Krümmung compri-[illegible] Concavseite auch der Widerstand des umschlossenen Halm-[illegible] gar nicht zum Ausdruck kommt.

[illegible] a	[illegible] Knotens b	Versuchs-dauer c	Quer-schnitts-fläche d	Statisches Moment für 1 mm: A. Gesammtleistung α) normal e	β) maximal f	B. Auf 1 qmm entfallen α) normal g	β) maximal h
			Secale cereale.				
[illegible]	Jüngster Kn.	[illegible] Stund.	12,7 qmm	856 g	3303,6 g	67,4 g	260,1 g
"	zweiter "	104 "	20,5 "	2421,3 "	8370 "	118,1 "	408,3 "
"	dritter " [2]	63 "	24,8 "	4112,4 "	5803,6 "	165 "	234 "
			Avena sativa var. *nuda* (vor der Blüthe).				
[illegible]	Jüngster Kn.	[illegible] Stund.	33,1 qmm	5212 g	6545,9 g	157,5 g	197,7 g
"	zweiter "	122 "	38,8 "	9817 "	12392 "	253 "	319,3 "
"	dritter "	96 "	32,5 "	13321 "	5763 "	409,8 "	177,3 "
			Avena sativa var. *nuda* (nach der Blüthe).				
[illegible]	Jüngster Kn.	96 Stund.	21,25 qmm	3114,4 g	8232 g	146,5 g	387,4 g
"	zweiter "	144 "	19,7 "	4317 "	6541,6 "	219,1 "	332 "
"	dritter "	33 "	14,2 "	5716 "	2009 "	402,5 "	141,5 "

1) [illegible], Landw. Jahrb. 1880, p. 482 für *Avena*. — Pfeffer, Druck- und [illegible] 1893, p. 391.

2) [illegible] Knoten von *Secale cereale* würde ein statisches Moment von [illegible] g in Betracht kommen.

Alter des Knotens	Versuchs-dauer	Quer-schnitts-fläche	Statisches Moment für 1 mm			
			A. Gesammtleistung		B. Auf 1 qmm entfallen	
			α) normal	β) maximal	α) normal	β) maximal
b	c	d	e	f	g	h
Avena sativa var. *nuda* (nach der Blüthe).						
Jüngster Kn.	123 Stund.	30 3 qmm	3703,4 g	5378 g	122,2 g	177,5 g
zweiter „	97 „	30,7 „	4976 „	6068,8 „	162 „	197,7 „
dritter „	116 „	22,7 „	7821 „	1825,6 „	344,5 „	80,4 „

Wie aus dieser Tabelle ersichtlich ist, dürfte sich bei *Secale*
le der dritte Knoten an der Aufrichtung noch betheiligen,
end dies bei *Avena sativa* var. *nuda* ausgeschlossen ist. Dem-
ese Beobachtungen wurden auch an umgefallenen Pflanzen im
n gemacht. Bemerkenswerth sind auch die Differenzen der
chnittsflächen der verschiedenen Knoten bei beiden Pflanzen.
Bei zunehmendem Alter der Pflanzen tritt naturgemäss eine
chiebung der Fähigkeiten der einzelnen Knoten ein. Im jugend-
n Zustande der Pflanze ist ihre geotropische Aufrichtung von
Knoten mittleren Alters, wenn nicht gar von den ältesten ab-
ig. Mit akropetal abnehmender Leistungsfähigkeit dieser
ten ist dann eine Erhöhung der Fähigkeit für die oberen ver-
len, bis schliesslich der jüngste Knoten allein noch im Stande
auf einen inducirten Reiz durch erneute Aufnahme des Wachs-
s zu reagiren, bis auch bei ihm diese Fähigkeit langsam wieder
lingt. In dieser Hinsicht sind die Gramineen, bei denen Blatt-
ide und Stengeltheil activ sind, wie *Zea mais* und *Saccharum*
inarum, besonders günstig gestellt, als ja bei ihnen die ange-
te Krümmung keinen derartigen Widerstand erfährt, wie bei
ren durch den inactiven Stengel- bezw. Blattscheidentheil,
ch sind bei ihnen auch erhöhte Ansprüche durch die zu hebende
gestellt. Immerhin nehmen z. B. bei *Zea mais* schon ziemlich
Knoten noch an der Aufrichtung der Pflanze theil.

Schliesslich wurden noch einige Leistungen geotropischer Hub-
festgestellt, ohne dass es zur Beobachtung der maximalen
kam. Es handelte sich zunächst um zwei ältere Pflanzen
Impatiens Sultani, bei denen schon ziemlich alte Knoten-
n noch in Action traten. Ferner wurde die geotropische
nleistung festgestellt bei einem umgefallenen Blüthenstande
Tradescantia Warscewicziana, bei der ein Knoten an der

Wiederaufrichtung besonders Antheil nahm. Erhebliche Kräfte sind auch im Spiele bei der geotropischen Aufrichtung der schweren Blüthenstände von *Rheum*-Arten.

Die diesbezüglichen Werthe sind folgende:

	Querschnittsfläche	Stat. Moment	pro 1 qmm
Impatiens Sult. I	63,6 qmm	2382,8 g	37,6 g
" " *II*	176,7 "	3057,2 "	17,3 "
Tradescantia Warsc.	34,15 "	1146,1 "	33,6 "
Rheum sibiricum	103 "	14 178,8 "	137,6 "
" *hybridum*	184 "	30 392,8 "	165,2 "

Wie der Vergleich der maximalen und normalen Leistungen zeigt, wird die Fähigkeit der Pflanze in verschiedenem Maasse[1] in Anspruch genommen. Bei den Grasknoten z. B. sind die Anforderungen an die natürliche Fähigkeit der Pflanze ziemlich hoch, während bei anderen Objecten, wie bei gewissen Keimpflanzen, die normale Inanspruchnahme im Verhältniss zur Maximalleistung ziemlich gering ist. So vermochten nach den angestellten Versuchen Grasknoten im höchsten Falle zwar noch das vierfache der normalen Inanspruchnahme zu leisten, dagegen betrug die Fähigkeit in gewissen Fällen bei Keimpflanzen von

Cucurbita	das 13fache	*Phaseolus*	das 28fache
Lupinus	" 17 "	*Helianthus*	" 30 "

der normalen Anforderung.

Immerhin dürfen uns die hohen Leistungen als geotropische nicht Wunder nehmen, wenn wir im Auge behalten, dass sie den Effect des nur in andere Richtung gelenkten Wachsthums darstellen. Dass aber bei dem Wachsthum der Pflanzen sehr hohe Kräfte im Spiele sind und auch noch als Aussenleistung zu Tage treten[2], zeigt schon in der Natur das Aufbrechen der Samenschalen[3], der Knospen, das Eindringen der Wurzeln in die Erde, wie das Hervordringen wachsender Sprosse aus der Erde, Sprengwirkungen des Cambiums u. a. m.

---

1) Davon ganz abgesehen, dass in der Natur die Aufrichtung nicht immer aus der Horizontallage, sondern je nach gegebenen Verhältnissen aus Lagen über oder unter der Horizontalen vor sich geht und dementsprechend auch die Leistung variirt.

2) Diesbezügliche Untersuchungen stellen den Haupttheil von „Pfeffer's Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen“ dar.

3) Soweit es nicht vom blossen Aufquellen des Samens bedingt ist.

Hat eine geotropische Aufrichtung stattgefunden, so kommt es
n noch mehr oder weniger gegen die Verticale geneigten Teilen
r Pflanze zu, die gewonnene Stellung genügend zu fixiren, zumal
e zu tragende Last doch meist eine Vermehrung durch Wachs-
um erfährt. Der Pflanze sind indessen die Mittel gegeben, ge-
igerten Anforderungen auch gesteigerte Fähigkeiten wenigstens
s zu einem gewissen Grade gegenüberzustellen. Dass es hierbei
imponirenden Leistungen kommen kann, zeigen mehr oder weniger
rizontal stehende Pflanzentheile, besonders Baumäste, bei deren
ellung die Schwerkraft, resp. der Geotropismus ja auch seine
olle spielt [1]).

Welche Werthe hier in Frage kommen, zeigt folgende Be-
mmung:

Für die Ansatzstelle (Querschnittsfläche 1885 qmm) eines
ssig grossen Astes von *Malus prunifolia Spach.* ergab sich ein
tisches Moment von 9905, bez. 7029,3 [2]) kg, so dass bei gleich-
ssiger Vertheilung [3]) über den Querschnitt auf 1 qmm 5252,4
z. 3718 [2]) g statisches Moment entfiel [4]). Auch für ein mittel-
sses Blatt einer *Musa* und ein solches von *Monstera deliciosa*
rden die statischen Momente bestimmt. Die erhaltenen Werthe,
sich auf den Grund der Blattstiele beziehen, sind folgende:

	Stat. Moment	Querschnittsfl.	Stat. Mom. für 1 qmm
Musa	14420 g	118 qmm	122,2 g
Monst. delic.	171350 „	1140 „	150,3 „

1) Davon ganz abgesehen, dass sogar bei Pflanzentheilen mit Holzcylinder, der
ilich nicht zu mächtig sein darf, geotropische Krümmung eintreten kann durch
Thätigkeit der Cambiumzellen, wie es Frank (Lehrb. d. Botanik, 1892, Bd. I,
0 f.) an Theilen des Stämmchens von ein- und zweijährigen Fichten und Ross-
nien beobachtete. Auch an vierjährigen Eichen, die während des Frühjahrs und
mers 1898 horizontal lagen, war schliesslich ein zwar flacher, aber doch deut-
r Krümmungsbogen zu bemerken.

2) Mit Blättern und Früchten, bezw. ohne dieselben. Die Früchte waren bei
chsanstellung (Mitte Juni) noch klein.

3) Damit soll natürlich nicht gesagt sein, dass die mechanischen Leistungen
rklichkeit einheitlich über den Querschnitt vertheilt sind.

4) Dieser Ast hatte an seiner stärksten Stelle einen Durchmesser von noch
5 cm und war nur 3 m lang. Angesichts der oben angeführten Zahlen kann
sich vorstellen, dass bei entsprechend grösseren Aesten die mechanische Leistung
die Hunderttausende von Kilogrammen statisches Moment und noch höher
n kann. Freilich muss man sich auch vergegenwärtigen, wie diese Werthe zu
de kommen. Z. B. resultirt für die Ansatzstelle eines Astes von nur 1 kg Gesammt-
cht schon ein statisches Moment von 1000 kg (für Hebelarm von 1 mm Länge),
n sein Schwerpunkt 1 m vom Grunde abliegt.

Damit darf aber die Grenze der Tragfähigkeit noch nicht erreicht sein, denn diese statischen Momente werden bei Wind, Regen etc. noch erhöht. Bei Aesten geht mit Zunahme der Last durch Wachsthum eine Verstärkung durch Dickenwachsthum Hand in Hand. Trotzdem findet mitunter ein Ueberschreiten der Tragfähigkeitsgrenze statt, wie trotz ihrer Elasticität das Brechen mit Früchten überladener Aeste zeigt. Jedenfalls ist die Belastung ein Factor, mit dem bei der Richung der nicht verticalen Pflanzentheile gerechnet werden muss. Nähere Untersuchungen über die Ursachen dieser Richtung haben **Frank**[1]), **De Vries**[2]) u. a. angestellt.

Einfluss der Mehrbelastung auf die Schnelligkeit des Verlaufs der geotropischen Krümmung.

Behufs Feststellung einer Grenze der Mehrbelastung, bei der eine Verlangsamung des Vorganges eintritt, muss im Auge behalten werden, wie weit die normale Leistung von der Maximalleistung übertroffen wird, denn in Fällen, wo sich beide Grössen decken, wird eine geringe Mehrbelastung den Eintritt einer geotropischen Krümmung überhaupt verhindern.

Es wurden einige Versuche mit Grasknoten angestellt, die trotz der unvermeidlichen individuellen Verschiedenheiten immer noch als die günstigsten Objecte für derartige Versuche gelten können. Dabei musste natürlich auf möglichst gleiches Alter gesehen werden.

In einem Falle wurden 12 Knoten (die jüngsten) von *Avena sativa* var. *nuda* verwendet, die in der p. 359 f. angegebenen Weise fixirt wurden, so dass nur der Knoten mit dem darüberliegenden Gipfeltheil frei war. Nach dem Umlegen wurde bei vier Exemplaren das statische Moment um ein Viertel, bei vier anderen um die Hälfte vermehrt, während der Rest keine Mehrbelastung erfuhr. Nach 48stündigem Belassen im feuchten Raume hatten die Exemplare, deren statisches Moment um ein Viertel vermehrt war, eine Krümmung von 12°, 8°, 7° und 5° ausgeführt; von denen, die um die Hälfte mehr belastet waren, hatte sich die Rispe nur

1) „Die natürliche wagerechte Richtung von Pflanzentheilen", 1870.

2) Arbeiten d. botan. Institute in Würzburg, 1872, Bd. I: „Ueber einige Ursachen der Richtung bilateral-symmetrischer Pflanzentheile".

i einem um 4° über die Horizontale erhoben, während eine rümmung von 30°, 28°, 22° und 21° bei denen stattgefunden tte, die keine Mehrbelastung erfuhren.

Im anderen Falle wurde mit den jüngsten Knoten von *Hor-um distichum* operirt, die ein statisches Moment von rund 500 g i der Aufwärtskrümmung zu bewältigen hatten. In je 4 Fällen rde es um 250 g (II), 500 g (III) und 750 g (IV) vermehrt, hrend es bei vier Exemplaren (I) normal belassen wurde.

Die nach 48 Stunden ausgeführten Krümmungen waren folgende:

bei I 35°, 33°, 25° und 22°, Mittel 28,75°,
„ II 37°, 27°, 25° „ 24°, „ 28,25°,
„ III 26°, 21°, 15° „ 12°, „ 18,50°,
„ IV 0°, 0°, 0° „ 0°.

Bei dem Versuche mit *Avena* näherte sich die normale Leistung hon bedenklich der maximalen und so musste schon eine Er-höhung des statischen Momentes um ein Viertel zur Verzögerung r Aufrichtung führen. Im zweiten Falle dagegen (bei *Hordeum*) t der Spielraum zwischen normaler Inanspruchnahme und Fähig-it bedeutend grösser, und eine Erhöhung des statischen Momentes n die Hälfte führte noch nicht zur Verlangsamung der Krümmung. ne Mehrbelastung braucht also durchaus nicht ohne Weiteres e Verlangsamung des Vorganges zu bedingen, vielmehr scheint e Grenze der Mehrbelastung, die zur Retardirung führt, ziemlich ch zu liegen und sich der Maximalleistung eher zu nähern, als r normalen, wie dies in solchen Fällen, wo eine Fähigkeit für deutend höhere Leistungen vorhanden ist, besonders hervortritt.

Geotropische Funktion der Wurzel.

Bezüglich der geotropischen Leistung von Wurzeln wurden reits 1828 von Johnson Untersuchungen ausgeführt, und zwar, e bemerkt[1]), zu dem Zwecke, die positiv geotropische Abwärts-ümmung als actives Phänomen hinzustellen, nachdem bisher die ight'sche Ansicht maassgebend gewesen war, dass die plastische asse der Wurzel durch ihr Gewicht abwärts gebogen würde. mgegenüber war die Hofmeister'sche[2]) Theorie ein ent-

1) p. 337.

2) Hofmeister, Jahrb. f. wiss. Botanik, 1863, Bd. III, p. 102. Botan. Zeitung 48, p 273 und 1869, p. 57.

schiedener Rückschritt, wenn er auch schliesslich den Vorgang als Effect eines Zugwachsthums[1]) hinzustellen versuchte. Durch entscheidende Versuche Frank's[2]), Sachs'[3]) und anderer Forscher wurde dann abermals dargethan, dass die Wurzel sich mit solcher Kraft positiv geotropisch krümmt, dass sie noch eine relativ hohe Last vor sich herzuschieben vermag. Dass die absolute Kraft, mit der die Abwärtskrümmung der Wurzeln ausgeführt wird, nicht so imponirende Werthe ergiebt, wie sie bei Aufrichtung oberirdischer Sprosse resultiren, lässt die oben erwähnten Irrthümer begreiflich erscheinen. Der Hauptfactor bei der absolut geringen Leistung der Wurzel ist ihre Plasticität, die zum Ausbiegen führt. Wie bei senkrechtem Aufstossen auf eine Unterlage z. B. eine Wurzel von *Vicia faba* einen Maximaldruck von nur 1,4 g[4]), und wenn das Ausbiegen des nicht wachsenden basalen Theiles durch Eingypsen verhindert ist, von 10,5 g und 13 g[5]), bei völliger Verhinderung des Ausbiegens aber bis über 300 g[6]) ausüben kann, so dürften sich auch die Verhältnisse bei der geotropischen Leistung der Wurzel ähnlich gestalten, nur dass in diesem Falle ein völliges Unterdrücken des Ausbiegens, worauf es hier mehr ankommt als bei den biegungsfester gebauten oberirdischen Stengeltheilen, nahezu unmöglich ist. Absolut höhere Werthe vermögen dickere Wurzeln zu erreichen; so ergab z. B. eine Luftwurzel von *Monstera deliciosa*, die ausgezeichneten negativen Heliotropismus aufweist[7]), bei der Abwärtskrümmung einen Druck von 43 g bei einer Querschnitts-

---

1) So fasste wenigstens Sachs (Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg Bd. I, 1874, p. 442, Anm.) Hofmeister's Deutung auf und theilte auch eine Zeit lang dessen Meinung. In ähnlicher Weise spricht Wiesner (Bewegungsvermögen der Pflanzen, 1881, p. 71 f.) bei auf Fortleitung des heliotropischen Reizes beruhenden Krümmungen von Zugwachsthum. Eine Widerlegung fand diese Wiesner'sche Theorie durch W. Rothert (Cohn's Beiträge z. Biologie d. Pflanzen, Bd VIII, p. 141). Auch mit Hegler's Untersuchungen „Ueber den Einfluss des mechanischen Zuges auf das Wachsthum der Pflanzen" (Cohn's Beiträge z. Biologie, Bd. VI, p. 383) steht Wiesner's Ansicht in Widerspruch.

2) Beiträge zur Pflanzenphysiologie, 1868, p. 21 ff.

3) Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg, Bd. I, p. 450.

4) Wiesner, Bewegungsvermögen der Pflanzen, 1881, p. 143.

5) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung, p. 271.

6) l. c., p. 264.

7) Wiesner, Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Bd. 43, p. 77.

fläche der Zone maximalen Zuwachses[1]) von 28 qmm. Die weniger plastischen Adventivwurzeln von *Zea mais* vermögen bedeutend höhere geotropische Leistungen zu vollbringen; ein Versuch ergab einen Druck von 38 g bei 5,6 qmm Querschnittsfläche[2]).

Sachs[3]) machte darauf aufmerksam, dass die endogenen Nebenwurzeln bei ihrem Durchbruche durch das umgebende Parenchym sich nicht an der Abwärtskrümmung hindern lassen, so z. B. bei *Faba, Phaseolus, Cucurbita* und besonders auffällig bei *Angiopteris erecta*[4]). Es muss also hier zu hohen Leistungen kommen, die durch eine allseitige Widerlage ermöglicht sind. Auf die biologischen Momente, betreffend das Eindringen der Wurzeln in die Erde etc. soll indessen hier nicht weiter eingegangen werden.

Vorliegende Untersuchungen wurden im botanischen Institute der Universität Leipzig während des Wintersemesters 1897/98 und des folgenden Sommersemesters ausgeführt. Es drängt mich, auch an dieser Stelle Herrn Geheimrath Prof. Dr. W. Pfeffer für die freundliche Leitung und stete Förderung meiner Studien meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen.

1) Die Länge der wachsenden Region bei derartigen Luftwurzeln ist im Verhältniss zu Landwurzeln ausserordentlich gross. S. übr. Sachs, Arbeiten des botan. Institutes in Würzburg, Bd. I, p. 592.

2) Die Versuche wurden mit demselben Apparate ausgeführt, wie die mit Stengeln, nur wurde für diesen Zweck an der Feder ein Plättchen horizontal aufgehängt, auf das die sich positiv geotropisch krümmende Wurzel drückte. Der abgelesene Ausschlag des Zeigers wurde dann durch Aufsetzen von Gewichten auf die Platte bestimmt. Der Versuch muss zur Zeit abgebrochen werden, damit die Intensität des gewöhnlichen Längswachsthums nicht mit zum Ausdruck gelangt. Dabei waren die Wurzeln bis zur Zone des maximalen Wachsthums gefasst, also wenigstens das Ausbiegen des rückwärts liegenden Theiles verhindert.

3) Sachs, Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg, Bd. I, p. 615.

4) Sachs, Lehrbuch der Botanik, IV. Aufl., p. 412.

Ueber
achtzählige Cyklen pentamer veranlagter Blüthen.

Von

L. J. Čelakovský.

Mit Tafel IV.

Wir finden öfter in Blüthen mit 5zähligen Perianthien (Kelch und Krone oder einfachem Perigon) ein 8zähliges Androeceum, welches von den Morphologen auf zwei 5zählige Kreise mit Unterdrückung von zwei Gliedern, oder (bei *Polygonum*) auf einen 5zähligen und einen 3zähligen Kreis (resp. auf zwei 3zählige Kreise, von denen der erste in zwei Gliedern dedoublirt ist) zurückgeführt wird. Ich will nun im Nachstehenden zeigen, dass dasselbe zwar einen solchen Ursprung (aus $^2/_5 + ^2/_5$ oder $^2/_5 + ^1/_3$) gehabt hat, aber thatsächlich jetzt allgemein einen $^3/_8$-Cyklus bildet. Auch ist ein Fall bekannt geworden (*Stellaria media* f. *triandra*), wo die Krone, statt mit dem Kelche zu alterniren, mit dem 3zähligen Androeceum in einen $^3/_8$-Cyklus zusammengestellt ist. Es sind im Folgenden drei Fälle unterschieden: 1. der Fall, dass ein 8zähliges Androeceum auf eine 5zählige Krone folgt, 2. dass eine 5zählige Krone mit drei Staubblättern einen 8zähligen Cyklus bildet, 3. dass ein $^3/_8$-Cyklus von Staubblättern auf ein einfaches 5zähliges Perigon folgt.

A. Ein 8zähliges Androeceum nach einer 5zähligen Blumenkrone.

1. *Tropaeolum* (Fig. 1, Taf. IV.).

Die acht Staubblätter von *Tropaeolum* treten successive meistens in der aus dem Diagramm Fig. 1 *A*, Taf. IV ersichtlichen Ordnung als halbkugelige Primordien auf. Die genetische Reihenfolge ist nach Rohrbach und Schumann: (1), 2, (3), (4), (5), 6, 7, 8, weicht also in den in Klammern bezifferten Gliedern von

der spiraligen Folge nach $^3/_8$ (1 (3), 2, 3 (1), 4 (5), 5 (4), 6, 7, 8) theilweise auffallend ab, ist anderseits aber auch nicht cyklisch.

Diejenigen, welche das strenge Sichhalten an die entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen für ein Postulat exacter Naturforschung erklären, sagen, die Anordnung habe weder mit der spiraligen noch mit der cyklischen (quirligen) Blattstellung etwas gemein, sondern sei eben etwas Apartes, was sich nur mechanisch durch Raum- und Contactverhältnisse erklären lassen muss. Andere, die sich von einer solchen reflexionslosen, dem comparativen phylogenetischen Gesichtspunkte abholden Empirie nicht befriedigt fühlen, suchen diese Entstehung aus cyklischer oder spiraliger Stellung abzuleiten.

Die Einen, wie Chatin, Rohrbach, Eichler, Buchenau sind der Ansicht, die Staubblätter seien eigentlich und ursprünglich in zwei 5zählige Kreise gestellt, zwei Staubgefässe darin nur unterdrückt. Rohrbach führt die zwei Kreise zugleich nach der Braun'schen Spiraltheorie auf zwei spiralige alternirende Cyklen zurück, welche im Diagramm Fig. 1 *B*, Taf. IV, verzeichnet sind. Er meint, es seien die zwei letzten Glieder 9 und 10 geschwunden und die übrigen dann gleichmässig im Umkreise vertheilt resp. verschoben worden.

Eichler wendet dagegen ein, dass die wirkliche genetische Reihenfolge dem nicht entspricht. Er schliesst sich Röper's und Wydler's Ansicht an, nach welcher die zwei unterdrückten Stamina in der Blüthenmediane liegen, im ersten Kreise also das hintere Stamen 5, im zweiten das vordere 9 unterdrückt sein soll. Als Beweisgrund führt er an, dass ein 9. Staubblatt, welches bisweilen ausnahmsweise entwickelt wird, bald vorn, bald hinten in der Mediane, bald im ersten, bald im zweiten Kreise auftritt. Dabei beachtet Eichler sonderbarer Weise nicht, dass derselbe Einwand, den er gegen Rohrbach's Deutung erhob, auch seine Ansicht trifft; denn entweder sollten im Diagramm Fig. 1 *B*, Taf. IV, die Glieder 1, 2, 3, 4, und im zweiten Kreise 6, 7, 8, 10 simultan auftreten, oder wenn man eine spiralige succedane Variation in den Kreisen zulässt, in der Reihenfolge, welche die Ziffern angeben, was beides nicht der Fall ist. Eichler weiss zur Erklärung und Entschuldigung dessen nichts anderes anzuführen, als dass derselbe Vorwurf auch alle anderen Auffassungen trifft. Die eigenthümliche genetische Reihenfolge müsse in noch unbekannten Einflüssen ihren Grund haben und bei der theoretischen Deutung des Androeceums

ausser Betracht bleiben. Dann aber ist auch **Rohrbach**'s Ansicht durch die genetische Reihenfolge nicht widerlegt.

Van Tieghem's anatomisch begründete Ansicht, das Androeceum sei von einem 10gliedrigen Kreise gebildet, aus paarweise den Sepalen supraponirten, durch Schwinden zweier Staubgefässe auf acht reducirten Gliedern, übergehe ich als bereits von **Eichler** genugsam widerlegt.

Dagegen hat die von **Schimper**, **Al. Braun**, zuletzt von **Freyhold** angenommene Vorstellung von einem nach $3/8$ gebildeten Spiralcyklus den Vorzug, dass sie keine Unterdrückung von Gliedern hypothetisch anzunehmen braucht. Doch weicht die genetische Folge auch von der eines $3/8$-Cyklus ab, und **Eichler** meint, sie stimme mit diesem „in keiner Weise" zusammen.

Trotzdem halte ich diese Auffassung für richtig. Die Stellung der acht Staubblätter entspricht ganz der eines 8zähligen, an den 5zähligen Corollencyklus ganz normal sich anschliessenden Cyklus. Die genetische Reihenfolge sollte allerdings diese sein: (3) als 1, 2, (1) als 3, (5) als 4, (4) als 5, 6, 7, 8. Die Glieder 2, 6, 7, 8 entstehen jedoch wirklich in der dem $3/8$-Cyklus entsprechenden Zeitfolge [1]). Die ganze Abweichung besteht darin, dass Stamen 3 mit Stamen 1 und Stamen 4 mit 5 ihre Stellen in der zeitlichen Folge vertauscht haben resp. dass Stamen 1 (3) im $3/8$-Cyklus gegen 2 und 3 (1) sich verspätet, desgleichen Stamen 4 gegen 5. Solche Förderungen gewisser Glieder in der ursprünglichen Reihenfolge und anderseits Retardirungen anderer, zumal anfangs geschwächter Glieder (Metachronismen) sind ja in der Entwickelung vieler Pflanzen gar nichts Seltenes. Beispielsweise ist bei *Impatiens Roylei* das genetisch dritte hintere Kelchblatt phyllotaktisch das vierte, es ist gegen das vordere, ursprünglich gewiss dritte, zeitlich vertauscht, weil letzteres reducirter Natur ist.

Die sich verspätenden Staubblätter 1 und 4 von *Tropaeolum* verkümmern zwar nicht; es sind aber genug anderweitige Beispiele bekannt, in welchen Staubgefässe verspätet angelegt werden, daher anfangs in der Entwickelung zurückbleiben, dann aber das Versäumte nachholen. Es sei nur die Blüthe von *Tradescantia* genannt,

---

1) Uebrigens scheint manchmal Stamen 2 vor 3 (1) angelegt zu werden, wenigstens ist es zur Zeit, wo alle fünf ersten Staubblätter angelegt sind, entschieden etwas grösser, überdies holt es durch rascheres Wachsthum ein, was es, wenn 3 zuerst entstand, versäumt hat und stäubt auch früher. Dasselbe gilt auch vom Stamen 4 (5), gegenüber 5 (4).

ler der ganze äussere episepale Kreis gegen den inneren epi-
.len sich verspätet. Zwar anerkennt Schumann hier wie
:all keinen Metachronismus, sondern glaubt an eine doppelte
ung der Alternation, da er den zeitlich ersten, epipetalen Kreis
ı als räumlich ersten, d. h. äusseren betrachtet. Es ist aber
l nicht nöthig, ausführlich nachzuweisen, dass vom vergleichenden
ıdpunkt diese Auffassung unstatthaft ist. Ausserdem lässt sich
ı noch die entscheidende Thatsache entgegenhalten, dass die
palen Stamina, im ersten Momente den epipetalen anscheinend
ponirt, alsbald als dem äusseren Kreise angehörig sich er-
en (Payer, Taf. 140, Fig. 6 bis 9, 12). Die Alternanz ist also
t gestört, sondern die zeitliche Folge beider Kreise ist vertauscht.
nächste Ursache der zeitlichen Permutation ist leicht einzusehen:
epipetalen Stamina erscheinen von Anfang an ungewöhnlich
ıs (l. c., Fig. 6), wenn man sie mit denjenigen bei *Lilium*
l. (l. c. Taf. 135, Fig. 36) vergleicht; sie bleiben auch noch
gere Zeit kräftiger als die episepalen Stamina, bis die letz-
n sie einholen und ihnen gleich werden. Warum nun
epipetalen Staubgefässe anfangs körperlich und damit auch
lich so gefördert sind, dies getraue ich mir nicht einmal zu
ıen. Die Kleinheit der Petalen zur Zeit ihrer Anlage und die
eckige Form der Blüthenachse, in denen Schumann ein mecha-
hes Moment erblickt, kehren ziemlich ebenso bei *Lilium*
yer, Taf. 135) wieder, und doch entstehen hier die episepalen
mina zuerst, nach der gewöhnlichen Regel.

Eine analoge Förderung der Zeit und Kräftigung nach, wie
epipetalen Staubblätter von *Tradescantia*, erfahren nun auch
Stamina 2 und 3, weniger 5, gegenüber Stam. 1 und 4 in der
the von *Tropaeolum*, in welcher sich eine Neigung zur Bevor-
ıng der oberen Hälfte und Abschwächung der unteren auch
n zeigt, dass beim *T. pentaphyllum* die drei vorderen Kron-
ter zu schwinden pflegen.

Was die Förderung der zwei vor den inneren Sepalen IV und
tehenden Stamina bei *Tropaeolum* betrifft, so verdient Be-
:ung die Wiederkehr derselben Erscheinung auch in anderen,
.t eben nahe verwandten Gattungen. Nach Payer findet sie
ı bei mehreren Caryophyllaceen statt, namentlich beim *Scle-*
hus annuus, über den weiterhin die Rede sein wird, bei
maria divaricata und *Illecebrum verticillatum*; ferner nach
ıumann bei einer Varietät der *Stellaria media*, die wir später

auch noch besonders besprechen wollen. *Drymaria* hat fünf genau episepale Staubgefässe, von denen nach Payer's Angabe die vor Sep. IV und V zuerst auftreten, auch in Fig. 21. Taf. 70, am grössten sind, besonders gross das vor Sep. IV (Stam. 2). Dann folgt der Grösse, also wohl auch der Zeit nach das Stamen 1 vor Sep. III, zuletzt die vor Sep. I und II. Alles gerade so wie bei *Tropaeolum*. Es ist das bei *Drymaria* eine in der Reihenfolge der Sepalen, denen die Staubgefässe supraponirt sind, im Ganzen retrograde oder basipetale Entwickelung; bei *Tropaeolum* ebenfalls, wenn wir uns die fünf ersten Stamina dieser Gattung in genau episepale Stellung verschoben denken. Da nun die fünf episepalen Staubblätter anderwärts, und auch bei den Caryophyllaceen, einen simultanen Kreis zu bilden pflegen, so ist klar, dass bei *Drymaria* diese Abweichung von der simultanen Anlage eine besondere secundäre Ursache haben muss, dieselbe, welche bei *Tropaeolum* die zeitliche Permutation in der spiraligen Entstehungsfolge hervorbringt.

In den von Payer entwickelungsgeschichtlich untersuchten Blüthen von *Illecebrum* waren nur die zwei vor Sep. IV und V stehenden Staubgefässe angelegt und entwickelt; die Verspätung der drei anderen bei *Drymaria* ist hier bis zu völliger Unterdrückung gesteigert. Wenn bei *Tropaeolum* eine stufenweise Reduction des Androeceums bis auf zwei Stamina stattfände, so würden zunächst die Stamina 6 bis 8 schwinden und die fünf übrigen episepal auftreten, wie bei *Drymaria*, dann schwände Stam. 4 und 5, zuletzt auch Stam. 1.

Warum nun in allen diesen Fällen gerade die zwei vor den innersten Sepalen situirten Staubblätter selbst vor dem in der Spirale ersten (vor Sep. III gelegenen) Stamen bevorzugt sind, dürfte wohl schwer mechanisch zu erklären sein und eher in der Symmetrie der Blüthe seinen Grund haben. Augenfällig und kaum zufällig ist der Umstand, dass jene zwei Staubblätter sowohl mit zwei medianen Carpellen (Fig. 2, 5, Taf. IV) als mit den drei, den äusseren Sepalen supraponirten Carpellen (Fig. 1, Taf. IV) unter allen Staubblättern am besten alterniren.

Die cyklische Anordnung ist aus der spiraligen durch Verkürzung der longitudinalen Distanzen und der Zeitintervalle bis auf Null hervorgegangen; folglich dürfen wir mit Braun und Rohrbach den simultanen Kreis der Krone auf einen spiraligen $^2/_5$-Cyklus

ickführen[1]). Ein Staminalcyklus nach $^2/_5$ würde mit Uebergangs-
-itt $\frac{1+\frac{1}{2}}{5} = {}^3/_{10}$ folgen. Aber $^3/_8$ ist um $^1/_{40}$ kleiner als $^2/_5$.
dieses Minus im Staminalcyclus $^3/_8$ auszugleichen, muss der
ergangsschritt vom Petalum 5 zum Stamen 1 grösser werden
$^3/_{10}$ (worüber im Schlusskapitel ein Mehreres); Stamen 1 muss
von Petalum 5 ab etwas jenseits der Mediane von Sep. III
n, und das ist auch der Fall, wenn eine Verspätung des ge-
sch dritten Stamen 1 (3) angenommen wird. Die drei ersten
s angelegten Stamina haben die Stellung, die einem auf den
Kreis der Corolle folgenden Staminalcyclus nach $^3/_8$ entspricht,
die drei letzten nicht nur die entsprechende Stellung, sondern
a die entsprechende zeitliche Aufeinanderfolge. Diese schöne
ncidenz ist gewiss nichts Zufälliges, sie spricht sehr klärlich
ir, dass 1. Zurückführung der simultanen Kreise auf succedane
len nach Schimper-Braun'schen Principien, und 2. die An-
me eines ursprünglich regelmässig nach $^3/_8$ sich entwickelnden,
t zwar durch zwei zeitliche Permutationen abgeänderten, aber
h immer bestehenden $^3/_8$-Cyclus für das Androeceum von *Tro-
eolum* berechtigt ist.

Braun's und Freyhold's phyllotaktische Auffassung des
droeceums ist jedenfalls acceptabel und Eichler hatte Unrecht
sagen, die genetische Reihenfolge stimme mit ihr „in keiner
eise" zusammen.

Allein der $^3/_8$-Cyklus ist phylogenetisch auch noch nicht die
sprüngliche Bildung bei den Vorfahren der heutigen Gattung
opaeolum. Darin hat Eichler Recht, dass bei den Verwandten,
n mag die Gattung den Gruinales oder den Aesculinen
reihen, nirgends eine acyklische, sondern überall eine cyklische,
plo- oder diplostemone Bildung vorkommt, in welcher, nament-
h bei den Aesculinae, eine Reduction auf eine Minderzahl durch
hwinden einzelner Glieder stattfindet. Das Diagramm Fig. 1*A*,
f. IV, ist aus dem der Fig. 1*B*, Taf. IV, mit zwei 5zähligen
aminalkreisen hervorgegangen. Insofern ist Chatin, Rohrbach,
ichler und Buchenau beizustimmen. Welche Stamina sind

---

1) Bei den Ternstroemiaceen besteht noch de facto die spiralige Entwickelung
: mit dem Kelche meist alternirenden Krone, deren erstes Blatt auf das letzte Kelch-
t mit $^3/_{10}$-Divergenz ganz regelrecht folgt. Der 5zählige Kelch und das 5zählige
gon haben als äusserste Blüthencyklen fast ausnahmslos die spiralige Anlage bei-
halten.

aber hierbei verloren gegangen? Der Vergleich scheint für Eichler's Ansicht von Unterdrückung zweier medianen Staubblätter zu sprechen. Dann aber wäre Stamen 5 (4) identisch mit Stamen 10, würde also als genetisch viertes ganz ausser aller Ordnung frühzeitig auftreten. Viel wahrscheinlicher ist es doch, dass dasselbe nur mit dem in der spiraligen Reihenfolge nächst vorhergehenden Stamen 4 (5) zeitlich vertauscht ist, ebenso wie Stamen 2 mit Stamen 1. Die nur mässig permutirte genetische Aufeinanderfolge, sowie die von allem Aufang gleichmässig im gegebenen Raume vertheilte Lage aller acht Staubgefässe erweist klar den $^3/_8$-Cyklus. Aus einem Doppelkreise $^2/_5 + ^2/_5$ entsteht aber ein $^3/_8$-Cyclus nicht durch Unterdrückung von mittleren Gliedern (hier 5 und 9) und nachträgliche Verschiebung der übrigen, sondern durch Uebergang zur kleineren Divergenz $^3/_8$ und Wegfall der zwei letzten Glieder 9 und 10. Letzteres verlangt aber Rohrbach's Ansicht, und darin ist dieser im Rechte gegen Eichler, obwohl sein Widerspruch gegen den thatsächlichen $^3/_8$-Cyclus (wohl daraus entsprungen, dass ihm die phylogenetische Seite der Frage noch fern lag) zu weit ging. Ein Doppelcyklus $^2/_5 + ^2/_5$ mit Ausfall der zwei letzten Glieder und entsprechender Aenderung der Divergenzen behufs gleichmässiger Vertheilung in einem Umkreis ist eben nichts anderes als ein $^3/_8$-Cyklus.

Die Blüthe von *Tropaeolum* zeigt uns, dass die cyklische simultane Entwickelung, so wie sie aus der spiraligen hervorgegangen ist, unter Umständen wieder in die succedane spiralige zurückgehen kann, und ist so eine werthvolle Stütze für die Braun'sche so viel angefochtene Spiraltheorie.

Von dem gewöhnlichen genetischen Diagramm Fig. 1 *A*, Taf. IV, sind viele Abweichungen beobachtet worden. Ich will davon nur jene besprechen, wo ein neuntes Staubblatt vorn oder hinten in der Mediane sich bildet, weil Eichler darin „deutliche Fingerzeige", d. i. Beweise seiner Ansicht vom Ausfall zweier medianen Staubblätter gesehen hat. Das sind nun allerdings Rückschläge in die cyklische Anordnung $^2/_5 + ^2/_5$. Wenn Stamen 9 vorn erscheint, so mussten die Staubblätter 4 (5) und 1 (3) in die Medianen von I und III hin auseinanderrücken, wie in Fig. 1 *B*, Taf. IV. Wenn aber ein Stamen hinten in der Blüthenmediane erscheint, so ist einfach Stamen 5 (4) in die Blüthenmediane gerückt und hat für Stamen 10 Platz gemacht. Es beweisen also diese Abweichungen bloss, dass in der vorderen oder hinteren Hälfte ein Uebergang

zur älteren cyklischen Bildung nach $^2/_5 + ^2/_5$ sich geltend macht, dass hier zwei Blattstellungen gegeneinander streiten.

Die geringe Abweichung des hinteren Carpells von der Mediane und demzufolge auch die Verschiebung der vorderen zwei Carpelle ist derart, dass ein durch Sep. IV gehender Durchmesser die Scheidewand zweier Fächer und die Mitte des gegen Pet. 3 stehenden Faches durchzieht. Ich mache sogleich darauf aufmerksam, dass bei den Sapindaceen, z. B. bei *Aesculus* (Fig. 4, Taf. IV), bei *Cardiospermum* (Fig. 3, Taf. IV) die Stellung der Carpelle ganz die nämliche ist, wie bei *Tropaeolum* (welches meiner Meinung nach auch besser den Aesculinae als den Gruinales beizuzählen ist). Durch Sep. IV geht bei den Sapindaceen die Symmetrale, bei *Tropaeolum* aber geht sie durch Sep. II. Es hängt also die Stellung der Carpelle nicht von der Art des Zygomorphismus ab. Aber in beiderlei Blüthen ist der 5 + 5zählige Doppelcyklus in einen 8- oder (bei *Aesculus* meist) 7zähligen Cyklus übergegangen und hierin wird wohl die Ursache jener Ablenkung zu suchen sein.

Im 10gliedrigen Androeceum, wo die beiden Kreise regelmässig alterniren, ist, wie Fig. 2, Taf. IV, zeigt, die räumliche Bedingung für eine streng mediane Orientirung des Fruchtknotens gegeben. Im Androeceum von *Tropaeolum* bestimmt die Lage der kleinen letzten und der grossen fünf ersten, besonders der drei ersten Staminalanlagen auch die Lage der drei Carpelle. Im 5 + 5zähligen Androeceum steht das Stamen 5 genau vor Sep. II und das hintere Carpell sieht gerade gegen Stam. 5. Im 8zähligen Staminalcyklus von *Tropaeolum* aber ist Stamen 5 gegen Pet. 2 abgerückt, und die Lage der grössten drei Zwischenräume bringt es mit sich, dass auch das hintere Carpell der Ablenkung des Stamen 5 folgt, in Folge dessen das Gynaeceum mit den drei ersten Staubblättern auch am besten alternirt.

2. *Scleranthus annuus* (Fig. 2, Taf. IV).

Payer fand beim *Scleranthus annuus* entweder, doch sehr selten, 5 episepale Staubgefässe, oder häufiger 7 bis 8. Waren ihrer 8, so standen zwei grosse Staminalprimordien vor den innersten Sepalen IV und V, und diese entstanden auch zuerst, gerade wie bei *Tropaeolum*, die übrigen sechs folgten später und zwar paarweise, jedes Paar aus je zwei gleichen kleineren Primordien, vor Sep. I—III (Fig. 2 *A*, Taf. IV). Waren sieben Staubgefässe ent-

wickelt, so entsprangen zunächst drei grössere Anlagen einzeln vor Sep. III—V, sodann vier kleinere paarweise vor Sep. I und II (Fig. 2 *B*, Taf. IV). Payer betrachtete die paarweise Anlage vor den Sepalen als ein Dedoublement, obwohl eine wirkliche Theilung einfacher gestreckter Primordien in seinen Figuren 4, 5, Taf. 70, nicht zu sehen ist. Die einfachen grossen zwei bis drei Staminalprimordien entwickeln oft allein ihre Beutel, während die übrigen atrophiren, so dass sie öfter für abortirte Kronblätter gehalten worden sind. Payer fand auch schwache, bald obliterirende Spuren von Kronblattanlagen, in Alternation mit dem Kelche.

Eichler beanstandete diese Angaben, zunächst das Dedoublement, durch welches eine Mehrzahl als fünf Staubblätter zu Stande kommen solle, weil im Falle der Vollzahl die Stamina regelmässig zur Hälfte den Kelchblättern superponirt sind, zur Hälfte mit ihnen alterniren, während sie doch bei jenem Dedoublement intermediäre Stellungen zeigen müssten. Die schwachen, wieder schwindenden Anlagen, die Payer für Petala hielt, mögen eher — so meinte er — Andeutungen der alternisepalen Staubgefässe gewesen sein, die ja hier nicht selten zur Ausbildung gelangen.

Dagegen erklärt Schumann (Blüthenanschluss, S. 269), er habe das beste Zutrauen zu Payer's Angaben, nachdem er an *Stellaria media* f. *triandra* (über welche später die Rede sein soll) die gleichen Erfahrungen gemacht habe.

Es ist im Voraus zu bemerken, dass bei *Scleranthus perennis* häufig 10 Staubblätter in zwei Kreisen, von denen einer episepal, der andere alternisepal ist, ausgebildet werden. So lange man also das Dedoublement für eine wirkliche Verdoppelung ursprünglich einfacher Staubgefässe ansieht, kann man zwischen diesem Dedoublement eines Kreises und der Bildung zweier Kreise keinen Zusammenhang finden. Hierin hatte Eichler ganz Recht. Für Schumann hat dies wenig zu sagen, Eichler's Zweifel am Dedoublement für *Scleranthus*, „der sich nur auf theoretischem Boden bewege", scheint ihm wenig stichhaltig zu sein; aber der vergleichende Morphologe muss dabei stutzig werden. Indessen zweifle auch ich nicht an der Richtigkeit von Payer's Beobachtung und zwar deshalb nicht, weil ich dieses Dedoublement, auch wenn wirklich eine Theilung von Primordien stattfindet, wie allermeist, als negativ ansehen muss.

Es sind nämlich in Fig. 2*A*, Taf. IV, nicht fünf episepale Staubblätter theilweise in zwei Stücke getheilt, dedoublirt, sondern es sind faktisch acht Staubgefässe in einem 8zähligen Cyklus vorhanden, gerade wie bei *Tropaeolum*. Die genetisch ersten zwei vor Sep. IV und V sind kräftiger, die vor Sep. I, II, III paarweise entwickelten sind schwächlicher, kleiner, daher sie öfter auch, ohne Antheren zu bilden, verkümmern. In Fig. 2*B*, Taf. IV, sind nicht zwei von fünf Staubblättern wirklich, also positiv, dedoublirt, sondern es haben sich sieben Staubgefässe gebildet, vor Sep. III ist ein kräftigeres Staubblatt erschienen, welches die Mediane dieses Kelchblatts einnahm, daher ein zweites Stamen daneben entfiel. Wie bei *Tropaeolum* können wir diesen Cyklus als äquivalent einem spiraligen Cyklus nach $^3/_8$ betrachten und demgemäss mit 1 bis 8 beziffern. In Fig. 2*B*, Taf. IV, sind dieselben drei ersten Stamina die kräftigsten und zuerst erzeugten, in Fig. 2*A*, Taf. IV, dagegen nur die zwei vor Sep. IV und V, die auch bei *Tropaeolum* die genetisch ersten sind, aber nach dem Anschlusse an die zwar schwindende, aber nach Payer doch anfänglich angelegte Krone im Cyklus nach $^3/_8$ als 2 und 3 zu bezeichnen sind, während Stamen 1 in Fig. 2*A*, Taf. IV, sich wegen geringer Mächtigkeit noch mehr verspätet, so dass es mit den Anlagen 4—8 zugleich auftritt. Die Reduction der Staminalzahl auf 7 in Fig. 2*B*, Taf. IV, geschieht durch Unterdrückung von Stamen 6, da hier Stamen 1 die Stelle von 1 und 6 in Fig. 2*A*, Taf. IV, einnimmt, so dass Stam. 7 und 8 im 8zähligen Cyklus hier als 6 und 7 bezeichnet sind.

Wenn die paarigen Stamina vor Sep. I, II, eventuell auch III wirklich aus gemeinsamen quergestreckten Primordien der Entwickelung nach durch deren Spaltung oder dichotome Theilung entstehen, so ist die Bedeutung dieser Erscheinung die, dass die paarigen Anlagen, dicht aneinander liegend, im ersten Geburtsmomente einander hemmen und so zu einfachen Primordien vereinigt sich erheben, um sich erst fernerhin von einander zu trennen, was wie eine Spaltung aussieht.

Der 8zählige Cyklus aber ist durch Reduction aus einem Androeceum entstanden, welches in zwei mit dem Kelche und der (abortirenden) Krone isomeren alternirenden Kreisen bestand und beim stattlicheren *Scler. perennis* auch jetzt noch häufig besteht. Deshalb ist dieser Ursprung des 8zähligen Staminalcyklus in der Gattung *Scleranthus* noch besser nachzuweisen als in der Gattung

Tropaeolum, die keine Art mit normal 5 + 5zähligem Androeceum mehr besitzt.

Der 8zählige (resp. 7zählige) Cyklus besteht wiederum aus den fünf Gliedern des ersten Kreises, von denen 1—3 oder 2, 3 die kräftigsten und erstgebildeten, aber nur aus den drei ersten Gliedern des zweiten, ursprünglich epipetalen Kreises; die zwei oder drei zuerst auftretenden, einzeln episepalen halten noch die Divergenz $^2/_5$ ein, die übrigen, indem sie mit jenen in einem complexen Kreise vereinigt sind, haben, auf die Spirale zurückgeführt, ihre Divergenzen in $^3/_8$ geändert.

Die Prävalenz von Stamen 2 und 3 über Stamen 1 im 8zähligen Cyklus ist auch hier hervorzuheben.

3. *Acer* (Fig. 5, Taf. IV).

Bei einer Reihe von Arten dieser Gattung findet man dasselbe 8männige Androeceum, wie in den bisher behandelten Blüthen, rechts und links von der durch Sep. II hinten gehenden Mediane je vier Staubgefässe. Zwar beobachtete Eichler bei *Acer pseudoplatanus* auch eine solche Stellung, dass zwei Staubgefässe in der Mediane standen. Er nimmt in diesem Falle — und wohl mit Recht — Primulaceenstellung des Kelches der betreffenden vorblattlosen Blüthen an, wobei Sep. IV median nach hinten und Sep. II seitlich nach rückwärts fällt und folglich das Androeceum zur Mediane anders orientirt erscheinen muss.

Payer fand bei *Acer tataricum*, dass zuerst die fünf ersten Staubgefässe des $^3/_8$-Cyklus, 1—5 in Fig. 5, Taf. IV, und zwar simultan wie im 5zähligen Kreise, aber nicht mit $^2/_5$, sondern mit $^3/_8$ Divergenz auftreten, dann die drei übrigen 6—8. Der 8zählige Cyklus ist derselbe wie bei *Tropaeolum* und *Scleranthus*, schliesst sich auch mit der gleichen Divergenz $^{27}/_{80}$ an das 5. Kronblatt an. Ein Unterschied besteht aber darin, dass nicht nur die drei ersten Stamina wie bei *Tropaeolum*, sondern die ersten fünf vorweg angelegt werden und anfangs auch die kräftigsten sind.

Nach Buchenau[1]) sollen jedoch bei *Acer pseudoplatanus* alle acht Staubgefässe gleichzeitig auftreten, in jener Stellung, die sie im fertigen Zustand haben, sich aber dann nach der $^3/_8$-Spirale weiter entwickeln.

1) Morphologische Bemerkungen über einige Acerineen. Botan. Zeitung 1861.

Es ist nicht nothwendig, die eine oder die andere Beobachtung bei verschiedenen Arten von *Acer* für unrichtig zu erklären. Der Cyklus bleibt derselbe, ein $^3/_8$-Cyklus, mag die zeitliche Folge in dieser oder jener Weise verlaufen. Bei *Tropaeolum* und *Scleranthus annuus* verlief dieselbe wieder in anderer Weise. Es kann eben derselbe Pflanzentheil und derselbe Complex verschieden sich entwickeln, woraus folgt, dass es nicht angemessen ist, die Bedeutung eines Organs oder eines Complexes von Organen nach der verschiedenen Entwickelung ohne Weiteres verschieden zu beurtheilen, was so vielfach geschieht. Indessen ist es möglich, dass auch bei *A. pseudoplatanus* die Stamina nicht ganz gleichzeitig auftauchen, denn in Buchenau's Fig. 2, l. c. ist das Androeceum schon zu sehr entwickelt, als dass so bestimmt auf Gleichzeitigkeit der Anlagen daraus geschlossen werden könnte. Auch ist darin Stamen 3 vor Sep. V deutlich grösser als die übrigen Staubblattanlagen gezeichnet.

Eichler erklärte aber das Androeceum von *Acer* in derselben Weise wie das von *Tropaeolum* mittelst Unterdrückung zweier medianen Glieder in einem Doppelkreise $^2/_5 + ^2/_5$. Er schloss darauf aus dem Umstande, dass in der Gipfelblüthe von *Acer pseudoplatanus*, wenn sie pentamer ist, constant 10 Staubgefässe zur Hälfte über dem Kelche, zur Hälfte über der Krone vorkommen, und bisweilen auch Seitenblüthen in derselben Weise 10männig erscheinen. Da nun im 8zähligen Androeceum die Plätze in der Mediane unbesetzt sind, so sei daraus auf Abort der in den vollständigen Blüthen dorthin fallenden Staubgefässe zu schliessen.

Aber dieser Schluss ist keineswegs zwingend. Denn sobald ein $^2/_5 + ^2/_5$-Androeceum durch Wegfall der zwei letzten Glieder reducirt wird und in den $^3/_8$-Cyklus übergeht, muss dieser zur Mediane (oder zu dem durch Sep. II gehenden Durchmesser) so orientirt sein, dass kein Glied desselben in die Mediane fallen kann. Für den $^3/_8$-Cyklus und gegen einen 10gliedrigen Doppelkreis mit zwei in der Mediane unterdrückten Gliedern sprechen aber mehrere der bereits angeführten Gründe. Erstens bestehen keine grösseren Lücken in der Mediane, zweitens ist in der Entwickelung die Stellung der fünf ersten und die Nachfolge der drei übrigen Stamina bei *Acer tataricum* nach Payer eine solche, dass sie wohl einer $^3/_8$-, nicht aber einer $^2/_5$-Stellung entspricht, drittens entwickeln sich nach Buchenau bei *Acer pseudoplatanus* die acht

Staubgefässe, obwohl sie nach seiner Beobachtung simultan angelegt werden, doch in der Ordnung einer $^3/_8$-Spirale weiter. Eichler's Ansicht ist also für *Acer* ebensowenig wie für *Tropaeolum* aufrecht zu halten.

Die dicyklische, mit Kelch und Krone isomere Ausbildung des Androeceums muss ich allerdings auch bei *Acer* für ursprünglicher, aus ihr den anisomeren $^3/_8$-Cyklus durch Reduction (Entfallen der zwei letzten Glieder) entstanden halten. Wenn die Reduction noch weiter geht (bei *Acer rubrum*, *dasycarpum* etc.), so schwindet der ganze epipetale Kreis und es bleiben nur fünf, dann streng episepale, nach $^2/_5$ gestellte Staubgefässe übrig.

4. *Aesculus* (Fig. 4, Taf. IV).

In der Blüthe von *Aesculus* werden bekanntlich in der Regel sieben, seltener acht, sechs oder gar nur fünf Staubblätter angetroffen. Wenn alle acht Staubgefässe angelegt werden, so haben sie die gewöhnliche Stellung des $^3/_8$-Cyclus innerhalb der pentameren Perianthkreise (Fig. 4*A*, Taf. IV, Stamina 1—8). Da die Symmetrale der zygomorphen Blüthe durch Sepalum IV geht, so liegen an den Enden dieser Linie, vor Sep. IV und Pet. 3 (welches aber sehr häufig nicht ausgegliedert wird), die Stamina 2 und 6 des $^3/_8$-Cyklus.

Einmal fand ich in einem 8zähligen Androeceum zwei Staubgefässe, und zwar Stam. 4 und 7 (Fig. 4*B*, Taf. IV), hoch hinauf mit ihren Staubfäden verwachsen, so dass ein Staubgefäss mit breiterem, oben kurz zweispaltigem und zwei Staubbeutel tragendem Staubfaden vorzuliegen schien. Es waren die beiden Staubgefässe, von denen Stam. 4 fast vollkommen episepal, 7 epipetal ist, allzu nahe bei einander aufgetreten, so dass sie einander hemmend verwachsen mussten. Vermuthlich war die Vereinigung schon im ersten Anfange vorhanden und beide Staubblätter dürften durch entwickelungsgeschichtliches Dedoublement eines gemeinsamen Primordiums hervorgegangen sein.

Die Stellung der normalen Siebenzahl der Stamina gibt Diagramm Fig. 4*C*, Taf. IV wieder. Der Platz vor Sep. IV zwischen den beiden langbenagelten, schmalspreitigen, auch anders gefärbten, in der Symmetrale am oberen Ende stehenden Kronblättern 2 und 4 erscheint leer, obwohl dort keine grössere Lücke zu finden ist, und die Staubfäden der beiden seitlich von der Symmetrale

stehenden Stamina (mit 2 und 7 bezeichnet) ebenso lückenlos nebeneinander stehen, wie die der übrigen Staubgefässe. Ein Staubblatt (mit 6 bezeichnet) steht zwischen Sepal. III und V, wie im 8zähligen Androeceum, die übrigen vier stehen zu zweien jederseits von der Symmetrale, 5 und 3 zwischen 2 und 6, 4 und 1 zwischen 7 und 6. Man kann auch sagen, es liegen in der oberen Hälfte (oben in der Symmetrale gelegen) vier, in der unteren drei Staubgefässe. Die Bezifferung der Staubgefässe in Fig. 4*C*, Taf. IV muss aber erst begründet werden.

Man sollte bei Betrachtung der normalen Rosskastanienblüthe Fig. 4*C*, Taf. IV meinen, es sei dort das vor Sepalum IV im 8zähligen Androeceum stehende Stamen 2 unterdrückt oder abortirt, weil dort der Platz leer steht, und dies war denn auch Eichler's Ansicht, der überdies sein Diagramm Fig. 137*A* (auf p. 346 des II. Bandes der Blüthendiagramme) noch damit complicirte, dass er auch noch Unterdrückung zweier weiteren, und zwar episepalen, Stamina zwischen 2 und 5 und anderseits zwischen 4 und 7 annahm, dem Diagramm also wieder ein aus zwei 5zähligen alternirenden Kreisen bestehendes Androeceum zu Grunde legte, worin die drei episepalen, vor Sep. I, IV und II stehenden Glieder des ersten Staminalkreises ablastirt, die Stamina 4, 7, 2, 5 aber epipetal sein sollten.

Dieser Auffassung stehen aber, abgesehen von der hypothetischen Natur der durch keine wirklichen Lücken bezeugten Unterdrückungen und von der gegentheiligen Analogie der 8zähligen Androeceen von *Acer*, *Tropaeolum*, von *Aesculus* selbst u. s. w., manche Thatsachen entgegen, was zum Theil Eichler selbst schon empfunden hat. Erstens sind damit die Blüthen mit fünf oder sechs Staubgefässen nicht zu vereinigen. Pentandrische Blüthen von *Aesculus hippocastanum* müssen sehr selten sein, ich sah sie ebenso wenig wie Eichler, aber Baillon giebt an, dass in solchen Blüthen die fünf Staubblätter alternipetal sind. In Blüthen mit sechs Staubgefässen, die nicht gar zu selten sind, davon ich in Fig. 4*D*, Taf. IV, ein Diagramm gebe, stehen zwei Stamina in der Symmetrale vor Sep. IV und vor Pet. 3, wie in 8zähligen Androeceen, aber die vier übrigen gleichmässig vertheilt beiderseits der Symmetrale. Es sind also fünf Staubblätter (1.—5.) annähernd episepal, das 6. epipetal, und zwar vor Petalum 3. Hierbei schliesst sich Stamen 1 mit normalem Uebergangsschritt an Petalum 5 an; alle sechs Stamina haben die Stellung zweier alternirenden 3zähligen Cyklen, so dass

Stamen 4 auf 3 mit dem gewöhnlichen Uebergangsschritt $^1/_2$ folgt. Es hat keine Unterdrückung von Gliedern in der genetischen Reihenfolge, sondern nur ein Wegfall der vier letzten epipetalen Glieder, die sich in einem Doppelcyklus $^2/_5 + ^2/_5$ entwickelt haben würden, stattgefunden, ganz analog dem Entstehen des 8zähligen Androeceums bei *Acer*, *Tropaeolum* und *Aesculus* selbst mittelst Entfallens der zwei letzten Glieder einer $^2/_5 + ^2/_5$-Gruppe. Kurz gesagt, mit der geänderten, reducirten Gliederzahl werden auch andere Divergenzen eingehalten, als wenn acht oder alle zehn Staubblätter entwickelt würden.

Wären die von Eichler für sieben Staubgefässe angenommenen Unterdrückungen dreier episepalen Stamina im Doppelcyklus $^2/_5 + ^2/_5$ richtig, so sollte eine weitere Reduction auf sechs Staubblätter nur in einer weiteren Unterdrückung eines vierten Stamens in dem Eichler'schen Diagramm bestehen. Statt dessen stehen dann fünf Stamina beinahe episepal, ohne alle Unterdrückung in diesem Theile des Androeceums, und nur eines epipetal, wie es Eichler laut Bemerkung auf S. 347 ebenfalls gefunden hat.

Eichler gab darum auch selbst zu, dass man, was die Unterdrückung der zwei Stamina vor Sep. I und II in dem episepalen Staminalkreise betrifft, allerdings zweifelhaft sein könne, weil über den zwei ersten Sepalen keine grösseren, auf Abort deutenden Lücken wahrzunehmen sind, wie sie in seinem Diagramm „der Theorie zu Liebe“ gezeichnet wurden, und weil bei 5männigen und 6männigen Blüthen die Kelchstamina sämmtlich erhalten sind, die Kronstamina aber alle oder bis auf eines fehlen. Diesen gegentheiligen Indicien gegenüber konnte Eichler für seine Ansicht nur die Autorität Radlkofer's, des gründlichsten Kenners der Sapindaceen, anführen, und auch auf Wydler und Döll[1]) sich berufen. Aber die Autorität selbst des besten Gewährsmanns ist — des „errare humanum“ wegen — kein überzeugendes Argument.

Radlkofer giebt in den Natürl. Pflanzenfamilien, III, 5, S. 200, Fig. 154. 2, in dem Durchschnittsbilde dieselbe lückenlose Anordnung des 8zähligen Androeceums wie in meiner Fig. 4A, Taf. IV, an, bezeichnet aber mein Stamen 4 mit 9 (resp. 4') und mein Stamen 5 mit 10 (resp. 5'), weil er zwischen 4 und 7 meiner Fig. 4A, Taf. IV Stamen 4, zwischen meinem 5. und 8. ein Stamen 5

1) In der „Flora von Baden“ schreibt jedoch Döll der Gattung *Aesculus* einen $^3/_8$-Cyklus zu, in dem ein Stamen unterdrückt sei.

unterdrückt annimmt. Irgend einen Beweis für diese Annahme führt aber auch dieser Forscher nicht an. Die thatsächliche Stellung der acht Staubblätter entspricht auch nicht vollkommen jener in einem 5 + 5zähligen Androeceum, dagegen sehr wohl einem $^3/_8$ Cyklus.

Auch die Entwickelungsgeschichte zeugt gegen die Annahme einer Unterdrückung von zwei episepalen Staubblättern in der *Aesculus*-Blüthe. Was Payer über die Entwickelung einer 6zähligen Blüthe für *Aesculus (Pavia) macrostachya* angiebt, stimmt mit dem Befunde in der entwickelten Blüthe der gemeinen Rosskastanie wohl überein. Danach entstehen richtig fünf annähernd episepale Stamina, dann eines vor Petalum 3 vorn in der Symmetrale.

Ich habe auch Blüthen von *Aesculus macrostachya* (*parviflora* Walt.) und zwar in jungen Knospen untersucht und zumeist nur sechs Staubgefässe angetroffen. Davon waren fünf ungefähr episepal, das sechste, kürzeste, stand vor Petalum 3, welches bald entwickelt war, bald aber fehlte. Die Stellung der Staubblätter war also dieselbe wie in 6männigen Blüthen von *Aesculus hippocastanum*, nur stehen dort die Staubfäden nicht so dicht nebeneinander. Eine Blüthe, ausgebreitet und die Kelchblätter von einander getrennt, die Staubfäden castrirt, stellt Fig. 4*F*, Taf. IV, genau nach der Natur dar. Vor den Petalen 1 und 5 sind hier (und allgemein auch in anderen 6männigen Blüthen) im Androeceum etwas grössere Lücken (was mit der Zygomorphie zusammenhängen mag). Stamen 6 füllt die noch grössere Lücke zwischen Stamen 1 und 3 aus. Dazu das Diagramm Fig. 4*E*, Taf. IV. Alles spricht dafür, dass dieses Androeceum durch Reduction aus einem diplostemonen pentameren Androeceum sich herleitet, worin nur ein Staubblatt eines zweiten Kreises, durch welches der ganze Kreis 6zählig geworden ist, entwickelt war.

Warum aber bildet sich das 6. Staubblatt immer nur vor Petalum 3, warum niemals vor einem der anderen Kronblätter? Offenbar darum, weil, wenn die Krone und das Androeceum sich gleich dem Kelche consecutiv spiralig entwickeln würden, das Staubblatt vor Petal. 3 in der genetischen Reihenfolge das sechste wäre. Das ist abermals ein Beweis, dass die cyklische Anordnung und Entwickelung eine versteckte spiralige Anordnung ist, dass sie aus einer spiraligen entstanden ist, so wie Schimper und Braun es gelehrt haben.

Für den bei *Aesculus macrostachya* selteneren Fall, dass sich
Staubblätter entwickelt werden, lässt Payer zuerst ebenfalls f
episepale Stamina entstehen, dann zwei epipetale vor Petal. 3 und
Dagegen wendete schon Eichler mit Recht ein, dass doch
7zähligen Androeceum der Rosskastanie vor Sep. IV. kein Sta
gefäss sich befindet, sondern zwei Stamina zu beiden Seiten
Symmetrale. Noch sonderbarer ist Payer's Darstellung ei
8männigen Blüthe bei der nämlichen Species, worin das vord
epipetale Stamen 6 durch zwei kleinere Staubgefässanlagen ers
oder „dedoublirt" gewesen sein soll, während ich in 8männi
Blüthen von *A. hippocastanum*, wie in den 6- und 7männigen st
nur ein Stamen 6 vor Petal. 3, dafür aber ein 7. und 8. annähe
vor Petal. 4 und 5 (Fig. 4*A*, Taf. IV) gefunden habe. Au
Eichler sagt, das 8zählige Androeceum unterscheide sich von d
7zähligen in seiner Lage nur dadurch, „dass das Stamen üb
Sep. IV erhalten bleibt". Auch Radlkofer's Abbildung 8männi
Sapindaceenblüthen überhaupt stimmt mit meiner Fig. 4*A*, Taf.
überein.

Um Payer's Angaben direct zu prüfen, suchte ich auch b
Aesculus macrostachya nach sieben und acht Staubgefässen
jungen Knospen, in welchen die Stellungsverhältnisse sicher zu b
stimmen sind. Siebenmännige Blüthen fand ich nur selten und da
die Staubgefässe in derselben Stellung wie bei *A. hippocastan*
(Fig. 4*C*, Taf. IV), vier Staubgefässe (4, 7, 2, 5) in der, auf d
Symmetrale bezogen, oberen, drei in der unteren Hälfte, von jen
zwei beiderseits nächst der Symmetrale, nur waren zwischen beid
Gruppen, wie in den 6männigen Blüthen; etwas grössere Lück
vorhanden. Es war also zu den drei Staubgefässen 4, 2, 5 d
6männigen Blüthe noch eines hinzugekommen. Es frägt sich nu
welches von den beiden mit 2 und 7 bezeichneten es ist. Vo
kommen episepal und epipetal ist keines von beiden, doch fand i
öfter bei *Aesculus macrostachya* Stam. 7 deutlich näher zur Medi
von Petalum 4 und Stam. 2 näher zur Mediane des Sepalum I
woraus zu entnehmen ist, dass Stamen 2, welches im 6- und
zähligen Androeceum fast genau episepal steht, im 7zähligen A
droeceum aus der Mediane von Sep. IV gegen das gut episep
Stam. 5 gerückt ist und so für das im Vergleich zum 6zählig
Androeceum hinzugekommene Stamen 7 Platz gemacht hat, welch
auch ganz der phyllotaktischen Regel gemäss auf Stam. 6 fol
Das 7. Staubblatt ist also annähernd vor Petalum 4 gestellt u

nicht vor Petal. 2, wie Payer es zeichnete. Einmal fand ich sogar Stamen 2 genau episepal und Stam. 7 fast genau epipetal, beide Staubgefässe standen sehr nahe beieinander. Es fand also eine Annäherung an ein Androeceum 5 + 5 statt, von dessen zweitem epipetalen Kreise nur die 2 ersten Stamina entwickelt waren.

Der Schluss, den Eichler daraus, dass im 7zähligen Androeceum vor Sepalum IV eine Lücke besteht, gezogen hat, es müsse dort ein episepales Staubblatt unterdrückt sein, war also irrig, weil, wenn bei herabgeminderter Zahl die Divergenzen der Glieder sich ändern, eben dasselbe, keineswegs unterdrückte Glied seinen früheren Platz verlassen und eine Lücke an dieser Stelle entstehen muss. Wir sahen ja, dass im 8zähligen Staminalcyklus von *Tropaeolum*, *Acer* u. s. w. Stamen 5 nicht unterdrückt, sondern an etwas anderer Stelle, näher bei Petalum 2, zu suchen ist.

Acht Staubgefässe habe ich bei *Aesculus macrostachya* niemals finden können. Auch Köhne giebt für die Sect. Macrothyrsus Spach, zu der diese Art gehört, nur sechs bis sieben Staubgefässe an, während er der Sect. Hippocastanum ganz richtig sechs bis acht Staubgefässe zuschreibt. Payer's Darstellung der Entstehung eines 8zähligen Androeceums bei *A. macrostachya* muss also auf einem Irrthum, im besten Falle auf einer abnormalen Spaltung des Staubgefässes 6 beruhen. Bei der gemeinen Rosskastanie entsteht das 8zählige Androeceum gewiss nicht durch eine solche Spaltung.

Wenn, wie bei etlichen Sapindaceen, zehn Staubgefässe entwickelt werden, stehen sie in zwei Kreisen, davon der erste episepal, der zweite epipetal. Werden nur fünf Staubgefässe gebildet, was nach Koehne bei *Aesculus californica* Nutt. vorkommt, von Baillon auch bei *A. hippocastanum* als Ausnahmefall beobachtet wurde, so stehen dieselben episepal. Bei 6 Staubgefässen muss für Stamen 6 eine grössere Lücke ungefähr vor Petal. 3 bleiben, Stam. 2 bleibt episepal, die übrigen verschieben sich entsprechend aus den Medianen der Kelchblätter, am meisten Stamen 1. Sollen sieben Staubgefässe entstehen, so muss auch ungefähr (nicht genau) vor Pet. 4 eine Lücke zwischen Stam. 2 und 4 bleiben für ein 7. Staubblatt, welches in spiraliger Folge auf das 6. dort folgen würde. Es muss Stamen 2 aus der Mediane von Sep. IV gegen Petal. 2 abgerückt sich bilden, Stam. 4 und 5 erhalten dann fast genau ihre Stelle vor Sep. I und II. Wenn schliesslich das Androeceum 8zählig wird, so muss auch zwischen Stam. 3 und 5 eine Lücke bestehen, annähernd, obwohl noch weniger genau, vor Petal. 5;

Stam. 5 muss vom Sep. II weiter gegen Pet. 2 abrücken, und Stam. 2 wird wieder fast genau episepal vor Sep. IV. Immer entstehen, wie aus Payer's Beobachtungen sich ergiebt, dem Ursprung des reducirten Androeceums aus einem Doppelcyklus 5 + 5 gemäss, die fünf mehr oder weniger episepalen Staubblätter zuerst und simultan, die ein bis drei mehr oder weniger genau epipetalen im zweiten Absatz wohl ebenfalls simultan.

Noch wird man bemerken, dass das 7zählig reducirte Androeceum von *Aesculus* eine andere Stellung zum Perianth aufweist als das von *Scleranthus* (Fig. 2 *B*, Taf. IV). Bei jenem stehen in der oberen Hälfte der Blüthe drei, in der unteren vier Staubgefässe, beim *Scler. annuus* umgekehrt vier oben und drei unten. Der Grund davon ist der, dass bei *Aesculus*, wenn die Achtzahl auf die Siebenzahl reducirt wird, das letzte, achte Stamen in der oberen Hälfte, beim *Scleranthus* aber das drittletzte Stamen 6 in der unteren Hälfte entfällt.

Mit Eichler halte ich, wie schon bemerkt, auch bei den Sapindaceen, zu denen man neuerdings die Hippocastaneen rechnet, die vollzählige Ausbildung des Androeceums nach $^2/_5 + ^2/_5$ für die ursprünglichste, das 8zählige, 7-, 6- oder 5zählige Androeceum von *Aesculus* für reducirt. Aber die Reduction bestand überall im Ausfall der letzten Glieder der Spiralstellung und Aenderung der Divergenzen. Eichler irrte darin, dass er die ursprüngliche Construction $^2/_5 + ^2/_5$ auch den gegenwärtigen minderzähligen Androeceen noch unterlegte und dieses Schema nun mit dem thatsächlichen Verhalten durch Annahme von Unterdrückungen zwischenliegender Glieder möglichst in Uebereinstimmung zu bringen trachtete. Die Construction $^2/_5 + ^2/_5$ ist zwar noch gegenwärtig für gewisse Sapindaceen giltig, hat aber für andere, darunter auch für *Aesculus*, nur phylogenetischen, historischen Werth, die minderzählige (8zählige, 7zählige u. s. w.) Anordnung ist zwar aus ihr entstanden, aber nicht mehr adäquat durch dieselbe auszudrücken.

5. *Cardiospermum helicacabum* (Fig. 3, Taf. IV)

Die Sapindacee *Cardiospermum* hat ebenfalls ein 8zähliges Androeceum, aber dessen Entwickelung ist nach Payer wieder eine andere als bei *Aesculus*, *Acer* oder *Tropaeolum*, dieselbe ist nämlich in der Symmetrale, die wie bei *Aesculus* durch Sep. IV geht, absteigend. Die acht Stamina sind in Fig. 3, Taf. IV wie

ıer beziffert; die genetische Folge ist im genetischen Diagramm
:h die abnehmende Grösse der Anlagen angedeutet. Es treten
·st die Staubblätter 5, 7 auf, dann die Stamina 4 und 8, noch
:er 1, 2, 3 und zuletzt das in der Symmetrale am tiefsten
ende Stamen 6, unter welchem Petalum 3 unterdrückt und
. III und V zu einem Doppelblatt verwachsen sind. Durch
frühzeitige Zygomorphie und Förderung der Oberseite bei Sep. IV
lie genetische Entwickelungsfolge vollständig verändert, die sonst
$^{3}/_{8}$-Cyklus (so bei *Tropaeolum, Scleranthus*) ersten Staubblätter
, 3 sind fast die letzten, indem nur Stamen 6 noch auf sie folgt.
Es würde von einer Verkennung des Werthes der comparativen
hode und von einer Vernachlässigung des phylogenetischen
nentes bei der Beurtheilung der Ontogenie zeugen, wenn ein-
endet würde, dass die Bezifferung in Fig. 3, Taf. IV keine Be-
tung hat, nachdem die Genesis eine ganz andere ist. Die Be-
rung in dieser wie in allen übrigen Diagrammen bezieht sich
eine frühere, ursprünglichere, spiralige Genesis, welche freilich
vielen Blüthen verändert worden ist, indem die spiralige
cession theils in simultane Entwickelung, theils in eine auf- oder
:eigende Succession in Folge der überwiegenden Wachsthums-
erung der unteren oder oberen Hälfte der Blüthe verwandelt
de. Für das Verständniss der Blüthe genügt es nicht, nur die
:nwärtige Ontogenie zu berücksichtigen, weil dann der genetische
ammenhang verwandter Organismen verloren geht, wenn ein
dasselbe Beobachtungsobject in Folge secundärer Einflüsse und
griffe hier und dort eine verschiedenartige Entwickelung an-
ɔmmen hat. Es ist zwar nothwendig, die so veränderte Ent-
:elungsweise zu kennen, aber nicht weniger ist es nothwendig,
wissen, woraus diese sich verändert hervorgebildet hat.
Wir können z. B. die verschiedenen 8zähligen Androeceen nur
n miteinander richtig vergleichen, und die Veränderungen, die
in ihrer Entwickelungsweise erfahren haben, nur dann richtig
rtheilen, wenn wir auf die ursprüngliche spiralige Bildung im
Cyklus, die sich noch kenntlich genug besonders bei *Tropaeolum*
lten hat, zurückgehen. Als eine solche, morphologisch erspriess-
e Zurückführung, nicht aber als eine theoretische Spielerei,
:e die in allen Fällen consequent festgehaltene Bezifferung an-
:hen werden.

6. *Polygala* (Fig. 7, Taf. IV).

Wieder anders verläuft die Entwickelung des 8zähligen Androeceums von *Polygala*. Es treten nach Payer zuerst vier Staubblätter 1—4 vor den Sepalen I, III, IV, V, im zweiten Absatz vier weitere Staubblätter 6—10 vor den Petalen 2—5 auf. Zwischen den vorderen Staubblättern 1 und 4 und den zwei hinteren 8 und 10 sind in der Mediane anfangs zwei grössere Lücken vorhanden, die sich dann allmählich immer mehr verkleinern, so dass zuletzt alle acht Staubblätter gleichmässig in der Peripherie vertheilt erscheinen. Eichler betrachtet auch hier beide Kreise „dem Plane nach" als 5zählig, im ersten Kreise das hintere (5.) Stamen, im zweiten das vordere (9.) in der Blüthenmediane als unterdrückt. Als Gründe führt er an: die dadurch erzielte Uebereinstimmung mit *Tropaeolum* und *Acer*, die mediane Theilung des adelphischen Androeceums, die auf der Rückseite bis zum Grunde, und auch auf der Vorderseite mitunter recht tief geht, ferner dass nicht selten, namentlich bei brasilianischen Arten, das median vordere Stamen in der Lücke zwischen Stam. 1 und 4 zur Ausbildung gelangt, endlich dass die rückseitige Drüse bei *Chamaebuxus alpestris* wohl als Spur eines dort fehlenden Staubgefässes angesehen werden kann.

Es unterliegt im Vorhinein auch hier keinem Zweifel, dass wie in allen vorhergehenden Fällen das 8zählige Androeceum ursprünglich 5 + 5zählig war, doch ist auch hier die Frage zu erledigen, ob die Reduction mittelst Entfallens der zwei letzten Glieder und Uebergang in die $^3/_8$-Stellung oder durch Unterdrückung der zwei medianen Staubblätter stattgefunden hat, ob also das vor Pet. 3 stehende Staubblatt mit 5 oder mit 10 zu bezeichnen ist. Die Analogie von *Tropaeolum* und *Acer* würde nicht für, sondern gegen Eichler's Ansicht sprechen, seine sonstigen Gründe aber sind, obzwar nicht streng beweisend, doch nicht ganz von der Hand zu weisen. Entscheidend ist hier aber die Entwickelungsgeschichte, nach welcher nicht nur die ersten vier Stamina genau episepal, sondern auch die übrigen vier streng epipetal erscheinen, wobei vor Sep. II und vor Pet. 1 anfänglich leere Räume bestehen. Auch die simultane Entstehung der vier episepalen, dann der vier epipetalen Staubblätter deutet auf zwei 5zählige Kreise hin, deren mediane Glieder nicht zur Anlage gelangt sind. Wichtig ist auch Baillon's

Beobachtung an *Muraltia heisteria*[1]). Der Polygalaceengattung *Muraltia* werden von den Autoren acht bis sechs Staubgefässe zugeschrieben. Baillon fand an Herbarexemplaren der *M. heisteria* vom Kap bisweilen deren acht, häufiger aber nur sieben, die letztere Zahl auch bei *M. ericaefolia* und *M. alopecuroides*, und constant auch an lebenden kultivirten Pflanzen der *M. heisteria*, deren Entwickelungsgeschichte er verfolgen konnte. Er sah zuerst die vier episepalen Stamina genau wie bei *Polygala* erscheinen; von den drei darauf gleichzeitig folgenden Staubblättern entstand aber eines vorn vor Petalum 1, die zwei anderen entsprachen den Staubblättern 6 und 7 von *Polygala*. Es blieben also die hinteren zwei Stamina vor Pet. 2 und 5 unterdrückt. Hier ist an dem Vorhandensein eines 5 + 5-zähligen Androeceums, dessen drei hinterste Stamina unterdrückt sind, kein Zweifel möglich. Die Reduction auf sieben Staubblätter hat hier einen anderen Charakter als bei *Aesculus*, wo eine Reduction eines $^3/_8$-Cyklus stattgefunden hat. Die Entwickelung 8männiger Blüthen konnte Baillon bei der *Muraltia* zu seinem Bedauern nicht beobachten, es kann aber vermuthet werden, dass sie wie bei *Polygala* verlaufen wird, dass also das in der 7männigen Blüthe entwickelte vordere Stamen 9 wieder unterdrückt sein wird, die zwei hinteren Staubblätter dagegen entwickelt.

Die Gattung *Polygala* gehört also nicht zu jenen Gattungen, deren octandrisches Androeceum einen Cyklus nach $^3/_8$ bildet und ist hier nur als Ausnahme von der sonstigen Regel besprochen worden, um den Gegensatz ihres Androeceums gegen das der früher erläuterten Gattungen scharf hervortreten zu lassen.

Damit ist aber das Verständniss des Blüthenbaues von *Polygala* noch nicht vollkommen gewonnen. Man weiss zwar durch Payer's Untersuchungen, dass die zwei lateralen Kronblätter 3 und 4 frühzeitig und bis zur Unkenntlichkeit abortiren, man hat aber (Payer selbst nicht ausgenommen) einen Umstand in der Entwickelung der Krone unbeachtet gelassen, mit dem man wohl nichts anzufangen wusste, der aber nichtsdestoweniger von Bedeutung ist. Aus Payer's Figuren 5—10, 18, 27, Taf. 31 ist nämlich deutlichst zu ersehen, wie die zwei hinteren Kronblätter 2 und 5, die anfangs (l. c. Fig. 5) in regelmässiger Alternanz mit den benachbarten drei Kelchblättern II, IV und V (in meiner Fig. 7, Taf. IV) angelegt waren, allmählich sammt den ihnen supraponirten zwei Staubblättern

1) Adansonia I. Observations organogéniques sur les Polygalées, p. 178 (1860).

gegen die Mediane des Sep. II zusammenrücken, so dass sie schliesslich fast ganz vor diesem Kelchblatt dicht nebeneinander stehen. Sie haben dann die Stellung solcher Staubgefässe, die ontogenetisch durch Dedoublement eines episepalen Primordiums entstehen (wie z. B. in Fig. 2, Taf. IV bei *Scleranthus annuus* oder Fig. 8, Taf. IV bei *Polygonum*). Ich habe in meiner Schrift über das Reductionsgesetz und das Dedoublement[1]), wie schon früher bemerkt, die Ansicht geltend gemacht, dass das Dedoublement in den Blüthen zumeist, wenn nicht immer, negativ ist, dass nämlich die zwei Blattorgane, in welche das Primordium sich theilt, selbstständige Blätter sind, welche aus ihrer mit dem vorhergehenden Kreise alternirenden Stellung paarweise über gewissen Blättern dieses Kreises so nahe zusammengerückt sind, dass sie, einander an der Berührungsstelle hemmend, anfangs in ein Primordium zusammenfliessen. In solchen Fällen sind die Blüthenblätter, zumal die Stamina, schon von allem Anfang an in paarweise genäherter Lage; bei *Polygala* aber kommen die zwei hinteren Petalen in dieselbe episepale Stellung erst nachträglich im Verlaufe der Entwickelung der Blüthe aus der anfänglich normal alternisepalen Lage. Zugleich wies ich darauf hin, dass ein Blüthenkreis, in welchem das Dedoublement stattfindet, aus ursprünglicher Mehrzähligkeit der Minderzähligkeit (Halbzähligkeit) sich nähert, z. B. aus der Sechszähligkeit der Dreizähligkeit.

Anderseits habe ich in derselben Schrift über das Reductionsgesetz gezeigt, welchen Sinn die eigenthümliche, in früheren Zeiten so vielfach missverstandene Modification des Perianths von *Impatiens* hat. Dasselbe wird zwar bei *J. Roylei* nach Payer in zwei regelrecht alternirenden, 5zähligen Kreisen (Kelch und Krone) angelegt, der Kelch in Primulaceenstellung, allein bald verkümmern die zwei vorderen Sepala und die paarigen lateralen Petala verwachsen zu zwei seitlichen zweilappigen Blattgebilden (Doppelblättern). Bei anderen *Impatiens*-Arten werden die vorderen Sepala überhaupt nicht mehr angelegt, die seitlichen Sepala erscheinen mehr nach vorn gerückt und der Kelch erscheint 3zählig; mit ihm in Alternanz das vordere Blatt und die beiden Doppelblätter der Krone. Das Perianth ging durch Ablast der vorderen Kelchblätter und Vereinigung der paarigen Kronblätter aus der 5 + 5zähligen Form in

1) Sitzungsber. d. k. böhm. Gesellsch. d. Wiss. 1894.

eine 3 + 3zählige über. Androeceum und Pistill blieben aber 5zählig.

Etwas Aehnliches geht nun in der Blüthe von *Polygala* vor sich, nämlich ein Uebergang aus der Fünfzähligkeit zur Zweizähligkeit, und zwar nicht nur im Perianth, sondern auch in den Sexualkreisen. Kelch und Krone werden in der Fünfzahl angelegt, aber die Staminalkreise schon minderzählig (4zählig), das Pistill bereits nur 2zählig. Der Kelch sondert sich in zwei differente Abschnitte, gleichsam in zwei Kreise, von denen der äussere 3zählig, doch so, dass zwei vordere Sepala wie ein Blatt dem hinteren medianen gegenüberstehen; der innere aus zwei opponirten, lateralen, petaloiden Blättchen. Indem nun in der Krone die zwei lateralen Petalen 3, 4 abortiren und die zwei hinteren wie Theile eines Blattes fast episepal zu stehen kommen, nähert sich die Krone der Dimerie und alternirt mit den zwei inneren lateralen Kelchblättern. In Folge des Ablasts der medianen Staubblätter besteht das Androeceum aus zwei lateralen, mit der annähernd zweizählig gewordenen Krone alternirenden Phalangen, deren je vier Staubfäden zu Adelphien verwachsen, die rückwärts fast ganz frei bleiben, während sie vorn öfter auch nur weniger hoch, als die Staubfäden der Adelphien unter sich, verwachsen. Die beiden Adelphien sind den 3männigen Adelphien der Fumariaceen vergleichbar, welche ebenfalls durch Vereinigung der Staubgefässe zweier Kreise, und zwar eines 2zähligen äusseren und eines 4zähligen inneren, in zwei Gruppen zu Stande gekommen sind. Man vergleiche hierüber meine, von Eichler's Deutung abweichende Auseinandersetzung im „Reductionsgesetz“ (S. 58 ff.). Die beiden Phalangen der Fumariaceenblüthe entstehen zwar nach Payer und Eichler durch Dedoublement (Trifurcation) zweier Primordien (was, nebenbei gesagt, von Schumann in dessen Werk über den Blüthenanschluss bestritten wird), aber auch dieses Dedoublement ist, wenn es richtig beobachtet worden, sicher nur negativ. Auch bei *Polygala* hätte es dahin kommen können, dass die vier Staubblätter jeder Phalange aus einem gemeinsamen Primordium entspringen würden, im Fall sie sich nämlich von Anfang an gehemmt hätten, so wie sie sich später in der (congenitalen) Verwachsung mit ihren Basaltheilen wirklich hemmen[1]).

---

1) Ueberhaupt finde ich eine gewisse, wenn auch nicht vollständige Analogie zwischen den Blüthen von *Polygala* und der Fumariaceen. Ein Perianth aus drei

Mit den zwei lateralen Staminalphalangen der *Polygala*-Blüthe alterniren schliesslich die zwei medianen Fruchtblätter.

Die totale Unterdrückung der zwei medianen Staubblätter im 5 + 5zähligen Androeceum von *Polygala* hängt also, ebenso wie der Abort der zwei lateralen Kronblätter, mit dem Uebergang der ganzen Blüthe aus der Fünfzähligkeit in die Zweizähligkeit zusammen.

B. Die 5zählige Krone bildet mit dem 3zählig reducirten Androeceum einen $^3/_8$-Cyklus.

7. *Stellaria media* f. *triandra* (Fig. 6, Taf. IV).

Schumann führt in seinem Werke über den Blüthenanschluss[1]) einen sehr merkwürdigen Fall von Entwickelung der triandrischen, nur rudimentäre Kronblätter besitzenden Blüthe einer Varietät von *Stellaria media* an, welche wohl mit der var. *apetala* (*S. apetala* Opiz, Boreau, *S. pallida* Piré) identisch ist, über welche ich vor Jahren einmal Beobachtungen mitgetheilt habe[2]). Die *Stellaria apetala*, sagte ich, ist nämlich nicht im strengsten Sinne des Wortes apetal, man findet die Rudimente der Kronblätter in Gestalt winziger Höckerchen, und von Staubgefässen traf ich nie mehr als drei episepale an. Dies sind auch die Merkmale der Schumann'schen forma *triandra*.

Das genetische Diagramm dieser forma *triandra* oder *apetala* zeigt nun die Fig. 6, Taf. IV, nach Schumann's Bildern und

---

zweizähligen alternirenden Kreisen, von denen die zwei inneren petaloid, der erste median, der zweite lateral, der dritte wieder median, zwei laterale Staubblattphalangen, aus zwei ursprünglichen alternirenden Kreisen entstanden, ein dimeres Pistill, bei *Polygala* mit den Phalangen alternirend, bei den Fumariaceen der verschiedenen Stellung jener zwei Staminalkreise wegen ihnen superponirt. Bei den Fumariaceen ist freilich die Dimerie der Perianthkreise perfect, bei *Polygala* besteht nur eine Annäherung an diese Dimerie nach einer ursprünglichen, auch entwickelungsgeschichtlich vorhandenen Anlage zweier pentameren Kreise. Aber auch für die Fumariaceen (und Papaveraceen) ist mit Rücksicht auf die Cruciferen und Capparideen eine im Perianth doppelt tetramere (resp. 2 + 2 + 4zählige) Stammform mehr als wahrscheinlich; ist doch ein solches Perianth bei *Eschscholtzia*, wohl als atavistische Form, gelegentlich beobachtet. Tetra- und Pentamerie sind aber, selbst bei derselben Pflanzenart, häufig stellvertretend.

1) Neue Untersuchungen über den Blüthenanschluss, 1890.

2) Morphologische Beobachtungen. Sitzungsber. d. k. böhm. Gesellsch. d. Wiss. 1881.

Angaben construirt. Eine Anlage von Blumenblättern unmittelbar nach dem 5zähligen Kelche und mit diesem in Alternanz findet nicht statt. Vielmehr entstehen gleich nach den Sepalen IV und V, ihnen superponirt, zwei „Calotten“, entweder simultan oder die eine früher als die andere, und aus ihnen bilden sich später zwei Staubgefässe (2s, 3s in Fig. 10, Taf. IV). Nach ihnen stellen sich entweder ohne bemerkbare Zeitintervalle oder in absteigender Folge ähnliche, aber paarige Gebilde vor den drei übrigen Sepalen ein. Vor Sep. I und II bilden sich letztere so, dass mindestens häufig episepale gestreckte Wülste auftreten, die erst durch eine Furche in Sondercalotten zerfallen (also Dedoublement!). Vor Sep. III aber begegneten Schumann immer zwei gesonderte, ungleich grosse Primordien, von denen das grössere zum dritten Staubgefäss (1s in Fig. 10) wurde. Die fünf kleineren Primordien (1—5) entwickeln sich nur wenig und spät und werden zu den winzigen Blumenblättern. Im „Contacte“ mit den drei Staminalcalotten, d. h. den von ihnen gebildeten drei Zwischenräumen entsprechend, bilden sich zuletzt die drei Carpelle für den Fruchtknoten.

Diese Entwickelung scheint auf den ersten Blick ganz unverständlich zu sein und ist jedenfalls sehr interessant. Von der Entwickelung normaler Caryophyllaceen-Blüthen, auch der Normalform von *Stellaria media* mit fünf oder zehn Staubgefässen weicht sie bedeutend ab: 1. durch die späte Anlage der Kronblätter, 2. dadurch, dass die Petalen nicht mit dem Kelche alterniren, sondern vor den Sepalen paarweise, vor Sep. III sogar eines mit dem genetisch dritten Staubblatt, gebildet werden, 3. dass vier dieser Kronblätter öfters durch Dedoublement aus zwei gestreckten episepalen Primordien hervorgehen.

Schumann bemerkt dann zu dieser „merkwürdigen Verschiedenheit in der Entwickelung einer Gruppe, die wir gegenwärtig als eine Art *(Stellaria media)* auffassen“, dass sie sich in die hergebrachten Schemata nicht einfügt und dass die Blüthen auch nicht „durch in der Vorstellung existirende Verschiebungen oder anderweitige Correcturen“, also auf keinerlei Weise, auf das Caryophyllaceendiagramm zurückgeführt werden können.

Ich kann es wieder nicht fassen, dass eine Pflanze, die unzweifelhaft aus einer anderen nächststehenden Form, wie die var. *triandra* aus typischer *Stell. media*, entstanden ist, man mag sie nun als eine Abart oder Rasse der letzteren oder für eine abgeleitete Art zweiten Ranges ansehen, wie eine Zauberin Kunststücke

aufführen könnte, die mit dem, was ihre Ahne that, gar keinen Zusammenhang hätten.

Schumann's mechanische Erklärung dieses Entwickelungsmodus, die mich wenigstens weniger befriedigt, lasse ich dahingestellt und sehe mich nach einer Erklärung der „formalen Morphologie" um.

Die Blumenblätter, welche, anstatt gleich nach dem Kelche in akropetaler Folge angelegt zu werden, erst nach den zwei transversalen Staubblättern 2s und 3s, manchmal in absteigender Folge, erzeugt werden, sind rudimentäre, resp. reducirte, im Schwinden begriffene Gebilde, und von solchen ist es bekannt, dass sie sich gegen höherstehende kräftigere Blattanlagen verspätet bilden. Mit ihnen verspätet sich auch das vor Sep. III stehende dritte Stamen, da es eigentlich in der spiraligen Anordnung das erste sein sollte, gegenüber den vor Sep. IV und V stehenden, als 2. und 3. zu bezeichnenden Staubblättern, wie das ja auch bei *Tropaeolum* der Fall ist. Da nun die fünf Blumenblätter erst nach den bereits in fester Position befindlichen zwei Staminalprimordien erscheinen, so vertheilen sie sich gleich den fünf letzten Staubblattanlagen von *Tropaeolum* in die vorhandenen leeren Räume — diesen Punkt der mechanischen Erklärung muss ich anerkennen —, so dass sie mit den drei Staubblättern einen 8zähligen Cyklus bilden.

Bei *Tropaeolum* ist die Reduction des Androeceum mittelst Entfalls der zwei letzten Glieder von den zehn ursprünglichen der Grund, weshalb die zwei 5zähligen alternirenden Kreise in einen $^3/_8$-Cyklus übergehen, bei der 3männigen *Stellaria media* liegt der Grund in der Reduction des ersten und einzigen Staminalkreises auf die drei ersten Glieder zusammt der Verkümmerung und Verspätung der Petalen, weshalb letztere nicht in Alternation mit dem Kelche, sondern mit den drei Staubblättern in einem Cyklus von gleichen Abständen zusammengestellt erscheinen. Würden dieselben fünf Kronblätter in normaler Grösse rechtzeitig vor den Staubgefässen angelegt, und diese in voller Fünfzahl zu erscheinen bestimmt sein, so würden sie ohne Zweifel nach dem Vorgange in typischen Caryophyllaceenblüthen mit dem Kelche alterniren. Es könnten freilich auch die rechtzeitig erscheinenden Kronblätter in Correlation mit den erst später zu erwartenden drei Staubgefässen bereits in jener Stellung auftreten, die den Divergenzen des $^3/_8$-Cyklus entspricht, wie wir das Analoge bei *Acer tataricum* (Fig. 5, Taf. IV) gesehen haben. Die nach mechanischen Er-

ıngen suchenden Genetiker begehen den Fehler, dass sie die ıungen der Glieder immer nur von den Stellungen der voraus-ngenen Glieder abhängig machen, während sie vielfach auch den erblich vorherbestimmten Stellungen nachfolgender Glieder ıngig sind.

Der Genetiker, der die Möglichkeit von Verspätungen ein-ɜr Glieder und Gliederkreise nicht einsieht und nicht zugeben und der die Identität oder Nichtidentität nur nach der gleichen ungleichen Stellung beurtheilt, sollte die Kronblätter der *aria media triandra* gar nicht als Kronblätter gelten lassen, .ern für etwas ganz anderes, etwa für Staminodien oder gar Discusbildungen (wie Payer in derartigen Fällen zu thun ;te). Schumann's Meinung ist mir in dieser Sache nicht . Er sagt einmal: „Eine Anlage von Blumenblättern findet nicht statt", weil eben nach den zwei letzten Kelchblättern :h die zwei diesen superponirten Staubgefässanlagen sich aus-lern; dann aber sagt er wieder: „die fünf anderen (von den ıs paarigen Gebilden, ausser dem dritten Staubblatt) entwickeln zu Blumenblättern". Von diesen heisst es weiter: „später ;rössern sie sich ein wenig, sie schwellen an und sehen wie ɿe Staubbeutelanlagen aus, endlich werden sie flach, erhalten der Spitze einen Einschnitt und zeigen von nun an klar ihre re Natur."

Trotz ihrer Verspätung und nicht genau alternisepalen Stellung aber die fraglichen Glieder mit den alternisepalen Kron-tern der 5- und 10männigen Formen der *Stellaria media* ntisch. Denn wenn fünf Staubblätter, wie in den früheren en gezeigt worden, aus der mit den vorausgehenden fünf Kron-tern alternirenden Stellung wegen der nachfolgenden drei Staub-ter in eine dem $^3/_8$-Cyklus entsprechende Stellung übergehen ıen, so können gewiss auch fünf ursprünglich mit dem Kelche nirende Kronblätter wegen der nachfolgenden drei Stamina diesen in die Stellung eines $^3/_8$-Cyklus sich begeben.

Trotzdem die genetische Folge der Petalen und Stamina in ɾe der Verspätung abgeändert worden, darf sie der comparative phologe nach jener ursprünglichen Reihenfolge im $^3/_8$-Cyklus ffern, die sie haben würden, wenn sie rechtzeitig und in der ogenetisch einmal vorauszusetzenden und, wie *Tropaeolum* gezeigt potentiell nicht aufgehobenen spiraligen Blattstellung wirklich :legt würden. Danach folgt auf Sep. V Petalum 1 nicht alter-

nisepal zwischen I und III, wo es im Cyklus nach $^2/_5$ steh
würde, sondern weiter weg, über Sep. I, also mit grösserem „Uebe
gangsschritt“, weil die $^3/_8$-Divergenz kleiner ist als die nach ^{2}
dieses Minus also behufs gleichmässiger symmetrischer Vertheilu
ersetzt werden muss. Die folgenden Petalen und die Staubblätt
folgen dann mit der Divergenz $^3/_8$.

Die absteigende spiralige Entwickelungsfolge, die hier Sch
mann angiebt, nämlich Stam. 3, 2, 1, Pet. 5 + 2, 4 + 1, 3 zei
wie eine offenbar zuerst akropetale spiralige Genesis in die e
gegengesetzte basipetale sich umkehren konnte, und dies spric
wiederum zu Gunsten meiner theoretischen Annahme, dass
basipetal sich entwickelnden ganzen Staminalkreise (wie bei Ci
neen, *Capparis*) ursprünglich bei den Vorfahren die gewöhnlic
akropetale Entwickelung gehabt haben, nicht aber nachträgli
unter dem etwa zuerst allein vorhandenen obersten Kreise e
geschaltet worden sind.

Ich denke nachgewiesen zu haben, dass die interessante B
obachtung an *Stellaria media* f. *triandra* sich ganz wohl den b
stehenden Normen einfügen lässt, und dass die Blüthen dies
Form ohne künstliche, im gesetzmässigen Aufbau der Pflanze nic
existirende Verschiebungen auf das Diagramm der Caryophyllace
zurückgeführt werden können.

Noch bleibt aber ein Punkt zu besprechen, nämlich das D
doublement, durch welches die Kronblätter 2 und 5 vor Sep. I
und 1 und 4 vor Sep. I „zum mindesten häufig“ entstehen. I
liefert dies wieder eine neue Bestätigung meiner in der Schri
über das Reductionsgesetz und das Dedoublement mit so viel
Thatsachen belegten Anschauung, dass das entwickelungsgeschich
lich in den Blüthen zu beobachtende Dedoublement kein phyl
genetisches Dedoublement ist. Es theilen sich nicht Blattorgan
die ursprünglich einfach und in Einzahl gewesen wären, sonder
zwei (oder auch mehr) ursprüngliche Blattanlagen, die sich weg
zu grosser Nähe hemmen, erheben sich vereinigt, als wie ei
Primordium, und trennen sich erst im weiteren Wachsthum mitte
einer Furchung des Primordiums. Es ist das, obwohl es so aus
sieht, keine wirkliche Theilung oder Verdoppelung, sondern i
Gegentheil eine anfängliche Vereinigung, daher ich das Dedouble
ment negativ genannt habe, weil eine negative Grösse das Gege
theil einer positiven, aber gleichartigen Grösse ist, was manch
Kritiker nicht verstehen wollten. Hier liegt es auf der Hand

dass es sich um fünf Kronblätter handelt, die vor den Sepalen I und II anfangs paarweise in ein längliches Primordium verschmolzen auftreten. Deshalb fand Schumann, dass diese Vereinigung und die nachherige Theilung der Primordien nur häufig, also doch nicht immer, stattfindet, was davon abhängt, ob die Anlagen beim Entstehen sich hemmen oder nicht. Dasselbe findet auch mit den paarigen Staubgefässen in den Blüthen von *Polygonum* statt, welche wir zuletzt noch betrachten wollen.

C. Ein 8zähliger Staminalcyclus nach einem 5zähligen Perigon.

8. *Polygonum* (Fig. 8, Taf. IV).

Auch in den Blüthen von *Polygonum*-Arten ist das Androeceum, wenn am vollständigsten entwickelt, 8zählig, in reducirter Form auch 7zählig, 6zählig und 5zählig. Dies gilt von dem gewöhnlichsten Falle, wo das Perigon 5zählig ist. Das Androeceum in 4zähligen Perigonen braucht hier der Aufgabe meiner gegenwärtigen Abhandlung gemäss nicht weiter berücksichtigt zu werden.

Payer theilte zuerst, die Entwickelungsgeschichte der Blüthen von *Polygonum cymosum*[1]) betreffend, mit, dass die vor den Sepalen I und II paarweise stehenden Staubblätter durch Dedoublement aus einfachen quergestreckten episepalen Primordien hervorgehen, obwohl seine Bilder (für *Polygonum* Fig. 8, Taf. 64, für *Rheum* und *Rumex* Fig. 6 und 22, 23, Taf. 65) es nicht gerade deutlich erkennen lassen. Ein fünftes Stamen alternirt einzeln mit Sep. III und V (Fig. 8*A*, Taf. IV). Bemerkenswerth ist in Payer's Fig. 8, 9, Taf. 64, dass dieses Staubgefäss nicht so genau alternirt, sondern mehr über Sep. III steht, was auch in meiner Figur 8*A*, Taf. IV, (Stamen 3) zu sehen ist. Die fünf genannten Staubgefässe bilden einen äusseren, des Dedoublements wegen von Payer als 3zählig aufgefassten Kreis und entstehen zuerst alle gleichzeitig. Dann entstehen die übrigen drei, bei *P. cymosum* nur zwei und zwar fehlt dort Stam. 6.

---

1) *Polygonum cymosum* Desf. Hort. Paris. nach Steudel eine Art patr. ign. *P. cymosum* Roxb. nach Ind. Kew. = *P. chinense* L. *P. cymosum* Trevir. = *Fagopyrum cymosum* Meixn. Da Payer keine Autoren schreibt, so kann man zweifeln welche Art er gemeint hat, zumal da beide letztgenannten Arten in den botanischen Gärten kultivirt werden.

Dieser Darstellung folgend sagt Eichler im Wesentlichen Folgendes: Das Perigon ist nach $^2/_5$ gebildet, von da ab ist (bei *Polyg. bistorta, tataricum* etc.) alles 3zählig, im äusseren Staminalquirl die vor Sep. I und II fallenden Glieder dedoublirt, wodurch der Kreis scheinbar 5zählig wird und mit dem Perigon in Alternanz kommt. Der 3zählige, in zwei Gliedern dedoublirte äussere Staminalkreis alternirt mit den drei inneren Kelchblättern III—V, das dritte Staubblatt (3 in Fig. 8 *A*, Taf. IV) bleibt darum einfach, „weil es ihm zur Spaltung an Platz gebricht".

Die Entwickelungsgeschichte, welche im „Blüthenanschluss" Schumann für mehrere Arten (*P. bistorta, tinctorium, fagopyrum*) gab, weicht jedoch sehr wesentlich von Payer's Darstellung ab, und zwar geht sie vor sich, wie folgt. Nach den zwei ersten Sepalen (I, II in Fig. 8 *A*, Taf. IV), deren Orientirung später noch zu besprechen sein wird, wächst das ganze Blüthenprimordium auf der Rückseite in die Höhe und wird nach vorn abschüssig. Die Anlage der Blüthenblätter erfolgt nun absteigend, von hinten nach vorn. Zuerst entsteht rückwärts die Anlage von Stamen 7 in Fig. 8 *A*, Taf. IV, und unter ihm hinten wird Sep. IV als drittes Perigonblatt angelegt. Sehr bald entstehen auch vor Sep. I und II die beiden Wülste, welche später in je zwei Calotten (Stamina 2 und 5, 4 und 1) zerfallen, also dedoubliren. Vorn erscheint jetzt erst Sep. III (als genetisch viertes Perigonblatt) und über ihm wieder ein querer Wulst, der durch Furchung weiterhin abermals zwei Calotten (Stamina 6 und 3) aus sich erzeugt. Zuletzt entsteht Sepal. V und über ihm alsbald ein einzelnes Stamen 8.

Die Unterschiede dieser Entwickelungsgeschichte gegen die Payer'sche sind folgende: Die Sepala entstehen nicht nach dem Quincunx, sondern absteigend, die zwei vorderen zuletzt und erst nach Anlage des hinteren Stamen 7 und der Staminalwülste vor Sep. I und II. Die Staubgefässe entstehen ebenfalls weder cyklisch (wie Payer angiebt) noch spiralig, sondern wieder in absteigender Folge, das hintere erhöhte Stam. 7 zuerst, das andere einzelne Stamen vor Sep. V zuletzt, und zwar den Perigonblättern sämmtlich, den mit I, II, III in Fig. 8 *A*, Taf. IV, bezeichneten paarweise superponirt.

Schumann bezweifelt denn auch die Angaben und Zeichnungen Payers, er deutet das Sep. IV in Payer's Fig. 8 als Stamen 7, wogegen aber doch Payer's Fig. 9 spricht. Die Blüthenachse des von Payer untersuchten *Pol. cymosum* war augenscheinlich nicht

abschüssig und die Entwickelung darum nicht so absteigend wie den von Schumann untersuchten Arten. Es ist ganz wohl glich, dass bei jenem fraglichen *P. cymosum* das Perigon regelht nach $^2/_5$ und die Stamina 1—5 zuerst, wie in einem Kreise, zwei übrigen 7 und 8 nach einiger Zeit auftreten. Und dies , mag nun Payer's Beobachtung richtig sein oder nicht, die sprünglichere, typischere Entwickelung, aus welcher erst die von humann beobachtete, vor Sepalum IV (III) beginnend, wie bei *rdiospermum* absteigende, in Folge grösserer Förderung der ückseite hervorgegangen sein kann. Die so veränderte Genesis t zwar wissenswerth, aber morphologisch weniger werthvoll, vielehr ohne feste morphologische Grundsätze verwirrend.

Die Abweichung vom normalen und gewiss früher vor der örderung des Wachsthums der Rückseite dagewesenen (nach ayer beim *Pol. cymosum* noch erhalten gebliebenen) Entwickengsmodus besteht nur darin, dass Sepalum IV im Perigon und amen 7 im Androeceum verfrüht angelegt werden, und dass ep. III und V und ihre Stamina sich selbst gegen die Staubätter über Sep. I und II verspäten. Das sind blosse Metaronismen, die für eine rationelle Morphologie wenig zu bedeuten iben. Das sollte doch jedem Morphologen klar sein, dass Staubätter nicht einzelnen Perigonblättern voraufgehen können, ausser irch eine vorzeitige Anlage der ersteren oder eine Verspätung r letzteren. Dasselbe gilt von den drei Staubblättern 6 bis 8, elche die Lage der Carpelle bestimmen, weil sie, auch nach humann selbst, eine zu der Zeit etwas höhere, dem Scheitelinkt der Achse mehr genäherte Insertion aufweisen. Das heisst ch soviel, dass sie einem zweiten, mit dem ersten (aus Staina 1—5) möglichst alternirenden Kreise angehören, daher alle ei erst nach den fünf des ersten Kreises folgen sollten und ch folgen würden, wenn nicht die Förderung der Rückseite s ein die reguläre Anlagefolge störendes Moment eingetreten ire.

Das Dedoublement der Staminalprimordien vor Sep. I und II, ich Schumann auch vor III, ist bei den Polygoneen wieder nur gativ, keine spätere Spaltung, sondern anfängliche Vereinigung, nz ebenso wie das Dedoublement in der Krone von *Stellaria edia triandra.* Das ist besonders klar für Stamen 6, welches mit und 8 einem zweiten, trimeren Kreise angehört und doch mit tam. 3 vom ersten Kreise nach Schumann aus einem Primordium

entstehen kann, oder anderseits im 6zähligen Androeceum entfällt, ohne dass Stam. 3 mit ihm schwinden würde.

Der 5zählige und der 3zählige Kreis sind aber wie in allen früheren Fällen in einen 8zähligen Cyklus mit gleichen Divergenzen $^{3}/_{8}$ zusammengezogen, daher die Näherung der Staubblätter 2 und 5 vor Sep. II und Stam. 1 und 4 vor Sep. I, sowie die nicht vollkommene Alternation von Stamen 3 mit III und V, was dann alles die Erscheinung des sogenannten (nur negativen) Dedoublements zur Folge hat. Wenn nun in gewissen 7zähligen Blüthen Stamen 6 schwindet (unterdrückt wird), so rücken Stam. 1 und 4 gegen Stam. 3 hin und es entsteht die Anordnung Fig. 8 *B*, Taf. IV, die analog ist derjenigen in den 7zähligen Blüthen von *Aesculus*, doch wegen Mangels einer Krone in anderer Stellung und mit Ausfall des ersten (nicht wie dort des letzten) der drei letzten, ursprünglich einen eigenen Kreis bildenden Glieder.

Wenn nur die fünf ersten Stamina erzeugt werden (*Polygonum amphibium* z. B., Eichler's Diagramm 30 G), so tritt im entwickelten Zustand deren vollkommene Alternanz mit den fünf Perigonblättern ein; die Fünfzähligkeit ist aber nicht scheinbar, wie Eichler meinte, sondern wirklich und wahrhaftig. Dass aber auch in diesem Falle vor Sep. I und II die Stamina anfangs paarweise genähert sind und durch Dedoublement entstehen, das kommt daher, dass die Divergenzen der fünf Staubblätter anfangs $^{3}/_{8}$ statt $^{2}/_{5}$ betragen, in Folge dessen der 5zählige Cyklus allerdings einem 3zähligen sich nähert und wie ein solcher mit den drei inneren Perigonblättern III, IV, V alternirt. Dasselbe ist auch im 8zähligen Staminalcyklus der Fall, wobei dann die fünf ersten Glieder, einem 3zähligen Cyklus sich annähernd, ebenfalls mit dem zweiten, wirklich 3zähligen Cyklus alterniren.

Die Bildung des 5zähligen Kreises, worin vier Staubblätter paarweise zwei ersten Sepalen superponirt sind, ein fünftes mit zwei anderen alternirt, ist so eigenthümlich, dass sie deutlich auf einen ursprünglicheren Bau der Blüthe, aus dem sie entstanden ist, zurückweist, nämlich auf die 3 + 3zählige Perigonblüthe von *Rheum*, *Rumex* etc., die ja auch bei den Polygonaceen die vorherrschende ist. In der 3 + 3zähligen Perigonblüthe von *Rheum* alternirt ein erster 6zähliger Staminalkreis mit dem Perigon im Ganzen, doch nicht genau, weil derselbe noch insbesondere mit dem inneren 3zähligen Cyklus alternirt, daher findet eine paarweise Näherung der Staminalanlagen vor den drei äusseren Perigonblättern statt

und damit eine Annäherung an einen mit den drei inneren Sepalen alternirenden 3zähligen Kreis, mit dem wiederum ein zweiter, wirklich und ursprünglich 3zähliger Staubblattkreis alternirt (Fig. 16, Taf. IV). Bei *Pterostegia* ist der 6zählige äussere Staminalkreis bereits ganz zu einem 3zähligen, wie der innere, geworden. Nach Eichler kommen selten und ausnahmsweise *Polygonum*-Blüthen vor mit 3 + 3zähligem Perigon und demgemäss derselben Bildung des Androeceums wie bei *Rheum* (so bei *Pol. undulatum* und *scandens*). Das sind dann atavistische Anklänge an die ursprünglichere Ordnung der Blüthentheile in der Familie.

Eichler betrachtete das Androeceum 3 + 3 bei *Pterostegia* für das ursprünglichste in der ganzen Familie und leitete davon durch positives Dedoublement die Anordnung bei *Rheum*, *Rumex* etc. ab. Er sagte daher in der Einleitung zu den Polygonaceen (Diagramme II, S. 71), deren Blüthen seien nach demselben Plane gebaut, wie beim Gros der Monokotylen, bald 3- bald 2zählig, oft auch in Vermittelung von Zwei- und Dreizahl nach ²/₅ (im Perigon). Den reinen, pentacyklisch-trimeren, monokotylen Typus zeige eben *Pterostegia*. Schumann kann dieser These in dieser Allgemeinheit nicht beipflichten, da er zu der bei *Polygonum* beobachteten Ontogenese von den Monokotylen kein Analogon anzuführen wüsste. Dieselbe lasse sich mit der theoretischen Deutung, welche die Morphologen bisher der Blüthe gegeben haben, nicht in Uebereinstimmung bringen.

Aber die von Schumann beobachtete Ontogenese ist gewiss eine secundär umgeänderte, und daher für die morphologische Auffassung nicht maassgebend, primärer ist jedenfalls die von Payer dargestellte. Und wenn man selbst Payer's Darstellung bei *Polygonum cymosum* bezweifeln wollte, so ist doch die von *Rheum* und *Rumex* nicht im Geringsten anfechtbar. Diese zeigt nun dasselbe Arrangement, wie bei der Entwickelung eines *Butomus* oder eines *Alisma*: im ersten Kreise eine paarige Staminalanlage vor den drei Sepalen, im zweiten drei Stamina oder keines vor den drei Petalen. Mit diesen Helobien stimmen also *Rheum* und *Rumex* im Perigon und Androeceum ebenso überein, wie mit dem Gros der Monokotylen die Gattung *Pterostegia*. *Polygonum* ist dann eine weiter abgeleitete, allerdings mehr nach Dikotylenart meist pentamer oder tetramer gewordene Sippe, deren Entwickelung, wie Schumann es fand, noch weiter vom Urtypus sich entfernt hat, diesem aber keineswegs fremd und unvereinbar gegenüber steht.

Was ferner Eichler's Ansicht, dass die $^2/_5$-Stellung zwischen der 3 + 3- und 2 + 2-Stellung intermediär ist, betrifft, so ist mir Schumann's Einspruch dagegen unverständlich. Durch Reduction eines (letzten Gliedes im 3 + 3-Perigon entsteht, wie gerade die Polygoneen es zeigen, ein $^2/_5$-Perigon, aus diesem durch weitere Reduction eines zweiten Gliedes ein 2 + 2zähliges Perigon; das 5zählige Perigon nach $^2/_5$ hat also eine Mittelstellung zwischen dem 3 + 3zähligen und dem 2 + 2zähligen, so sicher als 5 intermediär ist zwischen 6 und 4.

Schumann's Tadel der theoretischen Deutung der *Polygonum*-Blüthe bei den vergleichenden Morphologen ist, was die cyklische, aus der spiraligen hervorgegangene Bildung betrifft, durch die modificirte, absteigende Entwickelung sicher nicht begründet, dagegen ist gerade das positive Dedoublement, welches dieser Autor billigt, zu verwerfen, wie ich hier von Neuem nachgewiesen zu haben glaube. In einem Punkte, den Schumann sehr breit behandelt, muss ich ihm aber gegen Eichler, Wydler und andere comparative Morphologen der Schimper'schen Schule Recht geben. Er betrifft die Orientirung der Blüthe zum Deckblatt und zur Abstammungsachse. Eichler zeichnet das Sepalum II nach hinten, das Perigon überhaupt im Anschluss an zwei Vorblätter α β. Schumann dagegen zeigt, in Uebereinstimmung mit Payer, dass Sep. I und II lateral, nach hinten convergirend, Sep. II dabei etwas mehr nach hinten und Sep. IV (genetisch das dritte), so wie meine Fig. 8 *A*, Taf. IV es zeigt, nach rückwärts angelegt werden. Diese Stellung verlangt, wie ich es bereits in diesen Jahrbüchern vor Kurzem auseinandergesetzt habe[1], ein einziges Vorblatt der Wickelblüthe, während Wydler und Eichler deren zwei, von denen eines unterdrückt sein soll, annehmen. Schumann behauptet demgemäss ganz richtig, dass das ochreale (badewannenähnliche) Vorblatt einfach und nicht, wie Payer gefunden haben wollte, aus zwei total verwachsenen Vorblättern zusammengesetzt ist. Aber die Anklagen, die Schumann wegen dieses Fehlers Wydler's und Eichler's auf S. 333 seines Werkes gegen die „formalen Morphologen strengster Observanz" erhebt, sind zum Mindesten überflüssig. Er meint nämlich, die Blüthe, deren zwei erste Sepalen die Lage zweier Vorblätter mit axoskoper Convergenz haben, lasse sich in die gewöhnliche Ordnung der Dinge nicht einreihen.

1) Ueber einige dem phylostat. Gesetz unterliegende Fälle von Verzweigung. 1894.

... würden jene Morphologen lieber eine willkürliche Correctur ... hung der ganzen Blüthe vollziehen, um die gewünschte ... ung mit Sep. II nach hinten zu erhalten, mag sie noch ... reell zu begründen sein, als dass sie sich entschlössen, ... ellung von dem Spiralanschluss aufzugeben.

... n diesen Vorwurf muss ich die comparativen Morphologen, ... n auch ich mich zähle, entschieden in Schutz nehmen. ... er vergleichende Morphologe kann, wie im vorliegenden ... en, aber absichtliche Fälschungen aus vorgefasster Meinung ... ihm ferne, wenn er auch nicht jeden Anschein einer ab... ten Entwickelung für baare Münze nimmt. Der Spiral... ss wird durch den Nachweis jenes Fehlers noch lange nicht ... t, es liegt, weil nur ein Vorblatt da ist, nur eine andere ... Anschlusses vor, als Eichler für *Polygonum* annahm, ... nach Fig. 10 *A* der „Blüthendiagramme" I, S. 26 für ein ... tt und nicht nach Fig. 13 *B* mit zwei Vorblättern. Auch die ... von *Rheum* und *Rumex* haben, nach Payer's Figuren 3, ... auf Taf. 65, Sepalum I und II rechts und links hinten, III vorn gestellt, also nach dem Muster Fig. 9 *E* in Eich... Diagr. I. S. 25. Eichler selbst hat in der Einleitung zum ... eil der Blüthendiagramme, abweichend vom Diagramm im ... eile, auf S. 27 für *Rumex* Fig. 12 *B* angegeben, die sich von 9 *E* nur durch ein zweites Vorblatt *a* unterscheidet, welches, ... als unterdrückt gedacht, überflüssig ist, weil die Blüthe von ... in den Wickeln überhaupt nur ein Vorblatt besitzt.

Der Spiralanschluss widerspricht übrigens nicht dem Streben ... mechanischen Erklärungen der Phyllotaxie, denn auch die ... ralfolge hat z. Th. ihren Grund in räumlichen, symmetralen ... dgl. mechanisch zu nennenden Verhältnissen, worauf im Schluss... pitel näher eingegangen werden soll.

Schumann weist bereits auf die auffällige, nur durch die (von ... zu hoch angeschlagene) nach vorn absteigende Entwickelung ... Blüthe von *Polygonum* beeinträchtigte, Uebereinstimmung ... chen dieser und der von *Stellaria media triandra* hin. Er be... rkt auch auf S. 338, l. c.: „Während sich nun bei *Polygonum* ... mtliche acht Calotten zu Staubgefässen entwickeln, werden fünf ... eben bei der *Stellaria media* zu Blumenblättern; bei *Scleranthus* ... r entstehen indifferente fädliche Zwischengebilde, staminodien... ähnliche Körper, die gewissermassen die beiden Extreme verbinden."

Es ist richtig, dass die fünf ersten tieferen Stamina von *Polygonum* den fünf Blumenblättern von *Stellaria media* f. *triandra* entsprechen, und dies würde die früher aufgeworfene Frage, ob diese Blumenblätter nicht eigentlich Staminodien sind, im bejahenden Sinne erledigen. Aber anderseits ist es nicht minder gewiss, dass die fünf alternisepalen Petala der pentandrischen Form mit den rudimentären Blumenblättern der forma *triandra* identisch sind. Dies giebt eine frappante Bestätigung der zuerst von Nägeli, dann von Drude aufgestellten Ansicht, dass die Kronblätter überhaupt, ebenso wie die Staminodien, aus Staubblättern entstanden sind. Ich habe in meiner Schrift über den phylogenetischen Entwickelungsgang der Blüthe [1]), zunächst bezüglich der Monokotylen, dieser These opponirt, bin aber seither durch ein weiteres vergleichendes Studium bei den Dikotylen und durch neuere Erfahrungen [namentlich bei gefüllten *Narcissus*-Blüthen [2])] immer mehr davon überzeugt worden, dass nicht nur die Corollen bei Mono- und Dikotylen, sondern auch die petaloiden Perigone (*Narcissus*), schliesslich die Perianthien überhaupt, mögen sie petaloid oder kelchartig sein, phylogenetisch aus den äusseren Staubblättern, d. i. Sporophyllen der ursprünglich nackten Blüthe hervorgegangen sind. Eine nähere Begründung dessen wird der II. Theil meiner oben citirten Schrift bringen.

Was *Scleranthus annuus* betrifft, so wäre Schumann's Ausspruch nur dann begründet, wenn Payer's Beobachtung der Anlage alsbald obliterirender Kronblätter auf Täuschung beruhen sollte, denn dann müsste die echt und ursprünglich apetale Blüthe von *Scleranthus* nicht bei *Tropaeolum*, sondern bei *Polygonum* und *Stellaria media triandra* ihre morphologische Stelle finden, und würden die drei grossen Staminalprimordien in Fig. 2 *B*, Taf. IV nicht mit 1, 2, 3, sondern wie bei *Polygonum* mit 6, 7, 8 zu bezeichnen sein.

Doch dürfte bei einer Caryophyllacee die Apetalie nicht ursprünglich sein, weshalb Payer's Fig. 2, Taf. 70, in der die mit dem Kelche alternirenden Anlagen der Kronblätter deutlich zu sehen sind, wohl Vertrauen erweckt, um so mehr, als bei *Illecebrum* l. c., Fig. 18 Petalenanlagen von ganz eben solcher Form gezeichnet sind.

1) Sitzungsber. d. k. böhm. Gesellsch. d. Wiss. 1896.

2) Rozpravy české Akademie, II. Kl., Jahrg. VII (1898), Nr. 13. — Bulletin international (mit deutschem Resumé).

welche mit dem Kelche alterniren und erhalten bleiben, obzwar sie nur eine geringe, staminodiale Entwickelung erfahren. Der ursprünglich 5zählige, episepale Staminalkreis von *Illecebrum* ist auch öfter unvollzählig, und Payer fand nur zwei, vor Sep. IV und V stehende Staubgefässe, welche also den zwei genetisch ersten Staubblättern von *Scleranthus annuus* entsprechen. Das Verhältniss dieser beiden Caryophyllaceen (Paronychieen) zu einander dürfte also so aufzufassen sein, dass beim *Illecebrum* die fünf Petalen, wenn auch kümmerlich, erhalten und nur zwei bis fünf episepale Stamina ausgebildet sind, während beim *Scleranthus annuus* die Petala abortiren und sieben bis acht Staubgefässe angelegt werden, von denen aber oft nur die ersten zwei bis drei (vor Sep. V, IV, event. III) Antheren bekommen, die übrigen auch schon rudimentär bleiben. Die acht Staubgefässe von *Scleranthus* und *Polygonum* sind also nicht dieselben, und die fünf staubbeutellosen Filamente, die oft bei ersterem gebildet werden, entsprechen gar nicht den fünf ersten Staubblättern von *Polygonum*.

Das 7gliedrige Androeceum hat zwar in beiden Gattungen anscheinend dieselbe Lage, aber beim *Scleranthus* sind die drei ontogenetisch und phyllotaktisch ersten Staubblätter episepal (vor Sep. III, IV, V), beim *Polygonum* erscheinen die fünf phyllotaktisch, und beim *P. cymosum* nach Payer auch ontogenetisch ersten alternisepal (nach meiner Auffassung des Dedoublements).

Der wesentliche Unterschied der Blüthen von *Scleranthus annuus* und von *Polygonum* zeigt sich sofort, wie die Zahl der Staubgefässe auf fünf reducirt wird. Dieselben sind dann beim *Scleranthus* dem Kelche superponirt, bei *Polygonum* aber alterniren sie mit den Perigonblättern. Hieraus folgt klar, dass bei ersterem die alternisepalen Petalen nur unterdrückt sind (weshalb sie Payer ganz wohl in der Anlage gesehen haben kann), während sie bei letzterem durch die alternisepalen Staubblätter vertreten sind. Die Polygoneen sind jedenfalls ein älterer Typus als die Caryophyllaceen. Die Blüthe der Caryophyllaceen ist aus einer der *Polygonum*-Blüthe ähnlichen, aber nicht bloss einen, sondern noch mindestens drei 5zählige Staminalkreise besitzenden Blüthe hervorgegangen dadurch, dass der äusserste Staubblattkreis petaloid wurde und eine Krone zu bilden anfing. Wenn wir für die Gruppe der Centrospermae, die eine natürliche Verwandtschaftsgruppe, eine gemeinsame Stammform annehmen (welche Annahme nicht zurückgewiesen werden kann), so muss diese zahlreichere Staubblätter gehabt haben, als

die jetzigen Polygoneen besitzen (wie ja auch noch thatsächlich polyandrische Centrospermen existiren), woraus wieder die Nothwendigkeit, einen Reductionsvorgang in der Phylogenie der Blüthe anzuerkennen, sich ergiebt.

Anschluss des $^3/_8$-Cyklus an einen $^2/_5$-Cyklus im Allgemeinen.

(Fig. 9—16, Taf. IV.)

Im Vorstehenden habe ich die quirlige Anordnung als potentielle spiralige Anordnung betrachtet und demgemäss die Glieder eines quirligen Blüthencyklus in der Weise beziffert, wie sie im spiraligen Cyklus genetisch aufeinander folgen würden. Ein spiraliger Cyklus nähert sich um so mehr einem Quirl, je minimaler die longitudinalen Distanzen werden, er muss geradezu zum simultanen Quirl werden, wenn die Distanzen und mit ihnen die Zeitintervalle zwischen der Anlage der Glieder gleich Null werden. Es ist das ein Fundamentalsatz der Braun'schen Blattstellungslehre, der mir von jeher so einleuchtend erschien, dass ich die Ansicht neuerer bedeutender Autoritäten (wie Sachs), welche die spiralige und quirlige Blattstellung für wesentlich und ursprünglich verschieden erklärten, nicht zu verstehen und zu theilen vermochte. Diesen Autoritäten hat selbst Eichler in der Einleitung zum 1. Theil seiner Blüthendiagramme, S. 15 zugestimmt; in den Vorbemerkungen zum 2. Theile S. XIV hat er jedoch seine Ansicht geändert und ist aus den dort angegebenen Gründen zu Braun's Lehre zurückgekehrt, und ich darf wohl meinen brieflichen Darlegungen, da ich damals mit Eichler in regem Verkehr stand, einigen Einfluss auf diese seine Sinnesänderung zuschreiben.

So lange die longitudinalen Distanzen bei der Genesis noch merklich sind, fallen die isomeren Cyklen der Hauptreihe bekanntlich übereinander, werden sie minimal oder zuletzt gleich Null, so müssen die Cyklen unter der gewöhnlichen Bedingung, dass dieselben mit bester Ausnützung des Raumes am Achsenscheitel dicht übereinander ausgegliedert werden, miteinander alterniren. Wenn die alternirenden Cyklen consecutiv entstehen (wie Kelch und Krone gewisser Ternstroemiaceen), oder wenn ein simultaner Kreis auf den Spiralcyklus zurückgeführt wird, so ist die Uebergangsdivergenz (der Uebergangsschritt) des letzten Gliedes eines früheren und des ersten eines folgenden Cyklus grösser oder kleiner als die Diver-

genzen im ersten Cyklus, und zwar um einen Winkel, den Schimper und Braun Prosenthese nannten. Ist die Uebergangsdivergenz um diesen Winkel grösser, so ist die Prosenthese positiv, ist sie kleiner, so ist letztere negativ. Die Begründer der Prosenthesentheorie suchten die Prosenthese für verschiedene Fälle nach mathematischen Gesetzen zu berechnen. Man muss gestehen, dass diese Lehre allzu dogmatisch verfuhr, ohne dass die Gründe für die von Jenen aufgestellten Formeln genügend klargelegt waren. Deshalb, und weil man später die ursprüngliche Verschiedenheit der Quirle und Spiralcyklen behauptete, liess man die ganze Prosenthesenlehre als idealistisch fallen; auch Eichler gestand, dass diese ganze Vorstellungsweise für ihn nicht acceptabel sei.

Ich bin überzeugt, dass Eichler darin zu weit gegangen ist. Wenn man, was Eichler im 2. Theile der Blüthendiagramme anerkannt hat, die simultanen Blüthenquirle als modificirte, zusammengezogene Spiralcyklen gelten lässt, so muss man auch die Prosenthesen zwischen aufeinanderfolgenden Cyklen als thatsächlich vorhanden zugeben. Es muss aber die Prosenthesenlehre in einer mehr realen, dem Verstande zugänglicheren Weise begründet werden.

Die Gesetzlichkeit der Blattstellungen hat ihren Grund in der Symmetrie und einer gewissen besten Gleichgewichtslage der Blätter im Verhältnis zum Sprossganzen. Zwei isomere Cyklen alterniren genau, indem sich ihre Glieder symmetrisch und im besten Gleichgewicht in den ganzen Umfang theilen. Es genügt aber nicht, zu wissen, dass die beiden Cyklen alterniren, sondern es fragt sich weiter, in welche Lücke das erste Glied des zweiten Cyklus fällt; mit anderen Worten, wie gross die Prosenthese und ob sie positiv oder negativ ist. Wenn zwei 5zählige Cyklen alterniren, so fällt, wie bekannt (z. B. in Fig. 11, Taf. IV), das erste Glied des zweiten Cyklus in die zweite Lücke nach dem fünften Blatt des ersten Cyklus (z. B. Petalum 1 zwischem Sepal. I und III). Die Divergenz beider Blätter ist kleiner (immer nach dem kurzen Wege der Spiralrichtung gerechnet) als $^2/_5$ und zwar um $^1/_{10}$, die Prosenthese $^1/_{10}$ ist also negativ[1]). Wenn die alternirenden Cyklen zählig sind, so fällt das erste Blatt des zweiten Cyklus (Blatt 4

1) Für Schimper und Braun, welche die Spirale nach dem entgegengesetzten längeren Wege construirten, und diese aus einem bereits von Hofmeister widerlegten Grunde für allein in der Natur begründet erklärten, war diese Prosenthese natürlich positiv.

in Fig 10, Taf. IV) ebenfalls in die zweite Lücke nach dem letzten des ersten Cyklus, zwischen 1 und 2, aber dessen Divergenz ist grösser als die Divergenzen $\frac{1}{3}$ innerhalb der Cyklen, nämlich gleich $\frac{1}{2}$ (d. i. $\frac{1}{3} + \frac{1}{6}$), die Prosenthese $\frac{1}{6}$ ist positiv. (In Braun's, von Eichler in „Blüthendiagramme" I, Fig. 3 reproducirtem Diagramm fällt Blatt 4 irrthümlich zwischen 3 und 1 und wurde die Prosenthese negativ [auf langem Wege positiv] angenommen. Payer's Fig. 4, Taf. 135 (*Aloë*) lehrt aber, dass, wenn der zweite trimere Cyklus des Perigons auch noch successive entsteht, Sepal. 4 dem Sep. 3 diametral gegenüber fällt, wie in unserer Fig. 10, Taf. IV).

Was ist nun der Grund, dass die Prosenthese zweier alternirenden Cyklen nach $\frac{2}{5}$ negativ, zweier trimeren Cyklen aber positiv ist? Warum fällt im letzteren Falle Blatt 4 dem Blatt 3 diametral gegenüber und nicht in eine der beiden anderen Lücken? Mit Contact und Druck lässt sich die Frage nicht aufklären und beantworten. Vielmehr kommt hier ein Gesetz der Symmetrie und der besten Gleichgewichtslage aus inneren Gründen zum Ausdruck. Wenn auch die Divergenzen ändern, so geschieht dies nur innerhalb gewisser Grenzen und es behalten doch die Glieder die gleiche relative Lage zu einander. Zwei alternirende 3zählige Cyklen bilden einen zusammengesetzten (complexen) Cyklus [1]), da sie wie ein einfacher Cyklus in der Peripherie gleichmässig sich ausbreiten. Der complexe Cyklus $\frac{1}{3} + \frac{1}{3}$ ($= \frac{2}{6}$) steht zunächst dem einfachen Cyklus aus der Hauptreihe $\frac{3}{8}$. Vergleicht man die Lage der Glieder im $\frac{2}{6}$- und $\frac{3}{8}$-Cyklus (Fig. 10 und 15, Taf. IV), so sieht man, dass die ersten sechs Glieder eine relativ gleiche Lage haben. Blatt 4 fällt zwischen 1 und 2, 5 zwischen 2 und 3, 6 zwischen 1 und 3; jedoch steht, der geänderten Gliederzahl und Divergenz wegen, im $\frac{3}{8}$-Cyklus 4 von 2 weiter ab als von 1, und 5 von 3 weiter ab als von 2, sodass Blatt 7 und 8 in demselben Umkreis noch Platz finden. Vergleicht man dazu noch den Cyklus nach $\frac{1}{5}$ (z. B. in Fig. 11, Taf. IV), so sieht man, dass Blatt 4 und 5 wiederum dieselbe Lage zwischen 1 und 2, und 2 und 3 einnehmen, und dass Blatt 6, das erste Blatt des zweiten alternirenden $\frac{1}{5}$ Cyklus, wiederum zwischen 1 und 3 fällt (1 zwischen 1' und 3' in Fig. 11, Taf. IV).

Die Divergenz $\frac{1}{3}$ ist die kleinste der Hauptreihe, es muss

---

1) Eichler hat mit Unrecht den Begriff des complexen Cyklus in der Phyllotaxie verworfen.

, damit eine relativ gleiche Anordnung mit $^3/_5$ und $^3/_8$ bei der
ıen Divergenz $^1/_3$ ermöglicht werde, dieses Minus durch eine
liche Zugabe, also eine positive Prosenthese (auf dem kurzen
ţe der Spirale) ausgeglichen werden. Dagegen ist die Divergenz
ţrösser als $^3/_8$ oder als $^5/_{13}$, daher die relativ gleiche Lage nur
:h eine Abnahme der Uebergangsdivergenz, also durch eine
ıtive Prosenthese ermöglicht wird. Zwei alternirende $^3/_8$-Cyklen
. 15, Taf. IV) müssten wie zwei $^1/_3$-Cyklen wiederum eine posi-
Prosenthese ($+$ $^1/_{16}$) erhalten, weil $^3/_8$ kleiner ist als $^5/_{13}$,
etc. Vergleicht man wiederum die Lage der Glieder im com-
en Cyklus $^3/_8 + ^3/_8 = ^6/_{16}$ mit der Lage im Cyklus $^8/_{21}$ (Fig. 9,
IV), so wird man abermals relativ gleiche Positionen finden.
i $^5/_{13}$-Cyklen würden analog eine negative Prosenthese erhalten,
$^5/_{13}$ grösser ist als $^8/_{21}$, $^{13}/_{34}$ u. s. f.

Allgemein also ist die Prosenthese negativ für zwei alter-
nde Cyklen nach $^1/_2$, $^2/_5$, $^5/_{13}$, $^{13}/_{34}$ etc., und positiv für zwei
:nirende Cyklen nach $^1/_3$, $^3/_8$, $^8/_{21}$ etc. Negativ ist sie für die
der der Hauptreihe, die mit der grössten Divergenz $^1/_2$ beginnen,
in welchen der Nenner des vorausgehenden Gliedes in den
ler des folgenden kommt; positiv für jene Glieder, deren Reihe
der kleinsten Divergenz $^1/_3$ beginnt und deren Zähler ebenfalls
rorhergehenden Gliede den Nenner bilden.

Der Anschluss heteromerer Cyklen, die dann ebenfalls best-
lich alterniren, fand in der Schimper-Braun'schen Pros-
esenlehre nicht nur einen complicirten Ausdruck, sondern,
ihr bei späteren Kritikern besonders geschadet hat, entbehrt
ı einer klar einzusehenden Begründung. „Hier wird, wie
hler sagt, die Prosenthese nicht nur durch die obere, sondern
ı durch die untere Divergenz bestimmt, und es erhält zuweilen
t bloss der erste Schritt, sondern auch noch ein und der andere
folgenden einen Zusatz (metagogische und epagogische Pros-
.ese)." Da eine ursächliche Begründung dieser mathematischen
neln fehlte, so erschien die ganze Vorstellungsweise „als eine
se und ziemlich künstliche Umschreibung gewisser, im Grunde
einfacherer und auch in ihren mechanischen Ursachen nicht
ver zu verstehender Stellungsregeln".

Es gelten aber für den Anschluss heteromerer Cyklen dieselben
;eln, wie für denjenigen isomerer Cyklen, nämlich: 1. zwei
:romere Cyklen alterniren möglichst (natürlich nicht so genau
isomere) und bilden einen complexen Cyklus miteinander, 2. sie

stellen sich symmetrisch zu einander, 3. ihre Glieder bewahren in dem complexen Cyklus relativ dieselbe Lage, die sie in einem einfachen Cyklus eines höheren Divergenzbruches haben würden.

Hiernach lässt sich die Stellung des $^3/_8$-Cyklus zum vorhergehenden $^2/_5$-Cyklus genau bestimmen, so wie sie in der Natur den früher besprochenen Beispielen zufolge wirklich stattfindet.

1. Ein Blick auf Fig. 14, Taf. IV lehrt, dass der $^3/_8$-Cyklus mit dem $^2/_5$-Cyklus nicht besser alterniren kann, als es dort geschieht. Am unvollkommensten alterniren nur die Glieder 12 und 13 mit dem $^2/_5$-Cyklus, da sie beinahe schon den Gliedern 4 und 5 superponirt sind (sie weichen von deren Mediane nur um $^1/_{80}$ ab), es sind das aber auch die beiden letzten Glieder des $^3/_8$-Cyklus, sind darum auch bei *Polygonum* zusammen mit Blatt 11 etwas höher inserirt als die fünf ersten Stamina 6 bis 10, welche mit ihnen so gut wie möglich, vier davon paarweise, eines einzeln, alterniren. Wenn, wie im Perigon von *Polygonum*, die Blätter 1 bis 3 sehr breit sich inseriren, gruppiren sich vier der Stamina paarweise vor Blatt 1 und 2 (Dedoublement), während das fünfte (mit 8 beziffert) mit 5 und 3 alternirt, jedoch der Mediane des Blattes 3 mehr genähert, so dass, wenn Blatt 3 breite Basis besitzt, Blatt 8 mit 11 vor 3 (nach Schumann) ein drittes Paar bildet.

2. Die Glieder des $^3/_8$-Cyklus sind symmetrisch zum $^2/_5$-Cyklus geordnet. Es stehen vier Glieder jederseits von dem durch Blatt 2 gehenden Durchmesser, der gewöhnlich zugleich die Blüthenmediane darstellt.

3. Eine längere Auseinandersetzung erfordert die Frage in welcher Reihenfolge die Glieder des $^3/_8$-Cyklus folgen, wenn die ursprüngliche spiralige Anlage noch besteht oder wenn man sie wenigstens als potentiell vorhanden anzunehmen berechtigt ist, und welches Glied darin das erste ist. Die spiralige Genesis zweier Cyklen $^2/_5$ und $^3/_8$ findet sich noch ausgesprochen im Kelch und in der Krone von *Adonis*, genau in der durch Fig. 14, Taf. IV vorgestellten Weise. Blatt 6 (das erste Kronenblatt) fällt hierbei zwischen Blatt 1 und 3, doch um $^1/_{16}$ Divergenz näher gegen Blatt 1, die folgenden folgen in continuirlicher Spirale mit den Divergenzen $^3/_8$. Dieselbe Lage des 6. Blattes habe ich auch consequent für *Stellaria media triandra* (Fig. 6, Taf. IV) und für *Polygonum* (Fig. 8 A, Taf. IV) angenommen, wiewohl die Paare vor Sep. I und II simultan und durch entwickelungsgeschichtlich

egatives) Dedoublement entstehen. Die angezeigte Stellung des Blattes lässt sich aber auch deductiv nachweisen. Wenn näm-h auch der zweite Cyklus 5zählig wäre, so würde sein erstes lied (6) genau zwischen 1 und 3 fallen. Nun ist aber die Diver-nz $^3/_8$ kleiner als $^2/_5$, folglich muss, um dieses Minus für die chfolgenden Glieder möglichst auszugleichen, die Divergenz zwi-hen dem 5. und dem 6. Blatt im $^3/_8$-Cyklus etwas grösser werden ad Blatt 6 näher an 1 fallen. Um wieviel diese Divergenz grösser ird, ist aus der symmetrischen Lage des $^3/_8$-Cyklus leicht zu er-ehen, nämlich um $^1/_{16}$, die Hälfte des Abstandes zweier benach-arten Glieder im $^3/_8$-Cyklus.

Die Uebergangsdivergenz zwischen 5 und 6 beträgt also $\frac{1^1/_2}{5}$ + $^1/_{16}$ = $^{29}/_{80}$; sie ist kleiner als die Divergenz $^2/_5$ oder $^{32}/_{80}$ um /$_{80}$ und kleiner als $^3/_8$ = $^{30}/_{80}$ um $^1/_{80}$ [1]). Die negative Prosen-hese, auf $^2/_5$ im ersten Cyklus bezogen, ist also = $^3/_{80}$. Dieser Betrag des Uebergangsschrittes sowie der Prosenthese ist aber ganz infach verursacht durch die symmetrische Lage des $^3/_8$-Cyklus, emgemäss die Winkel zwischen 7 und 10 und zwischen 6 und 11 on dem durch Glied 2 gehenden Diameter halbirt werden.

Noch ist zu beachten, dass die Glieder des complexen Cyklus /$_5$ + $^3/_8$ dieselbe relative Lage zu einander haben, wie die eines Cyklus mit höherem Divergenzbruche z. B. nach $^8/_{21}$, was der Vergleich von Fig. 14 und 9, Taf. IV, ohne Weiteres zeigt. Die rsten 13 Glieder eines $^8/_{21}$-Cyklus sind in derselben Reihenfolge uf die ganze Peripherie vertheilt, wie die des complexen Cyklus /$_5$ + $^3/_8$, nämlich in der Reihenfolge 1, 6, 11, 3, 8, 5, 13, 10, 2, ', 12, 4, 9, nur das letzte Glied des letzteren, 13, fällt im $^8/_{21}$-Cyklus or 5, statt nach 5.

Das Gesagte gilt aber nur für den Fall, dass der $^3/_8$-Cyklus u dem durch Blatt 2 im 5zähligen Cyklus gehenden Diameter ymmetrisch gestellt ist. Der Durchmesser, zu dessen beiden Seiten e vier Glieder des $^3/_8$-Cyklus symmetrisch liegen, kann aber auch lurch Glied 1 des vorausgehenden 5zähligen Cyklus gehen, so lurch Blatt 1 einer 5zähligen Krone, welches dem 2. Blatt des 5zähligen Kelches gegenüber liegt, wie bei *Tropaeolum*, *Acer* u. s. f. Die Uebergangsdivergenz zwischen Petal. 5 und dem ersten Glied les $^3/_8$-Staminalcyklus ist zwar ebenfalls grösser als $^3/_{10}$ und kleiner

---

1) Divergenz zwischen 13 und 5 sowie 12 und 4 ist = $^1/_{80}$, Divergenz zwischen 1 und 6, dann 3 und 11 beträgt $^3/_{80}$, zwischen 7 oder 10 und 2 ist gleich $^1/_{16}$ = $^5/_{80}$.

als $^2/_5$, aber die Grösse dieser Divergenz und die Prosenthese ist eine andere. Der Uebergangsschritt beträgt hier $^2/_5 - ^1/_{16} = ^{27}/_{80}$, also um $^2/_{80}$ weniger als im vorigen Falle, wie Fig. 11, Taf. IV, es zeigt. Die negative Prosenthese ist $^1/_{16} = ^5/_{80}$, ist also grösser als $^3/_{80}$ im vorigen Falle.

Hieraus ist ersichtlich, dass sich der Anschluss eines $^3/_8$-Cyklus an einen $^2/_5$-Cyklus nicht durch eine abstracte arithmetische Formel ein für allemal bestimmen lässt, weil er von dem die ganze Blüthe beherrschenden Symmetriegesetz abhängig ist. Der 8zählige Cyklus, ob nun aus Kronblättern *(Adonis)*, aus Staubblättern *(Tropaeolum Acer, Polygonum)*, oder aus Kron- und Staubblättern *(Stellaria media triandra)* bestehend, ist in den mir bekannten Fallen symmetrisch zu dem durch Blatt 2 des ersten Blüthencyklus, sei es Kelch oder einfaches Perigon, gehenden Diameter orientirt. Die Corolle ist umgekehrt wie der Kelch orientirt, weil sie mit ihm alternirt, in Folge dessen ändert sich die Uebergangsdivergenz und die Prosenthese.

Die Reihenfolge der Glieder der Krone nach $^2/_5$ und des Androeceums nach $^3/_8$ in Fig. 11, Taf. IV, im Umfange des complexen Cyklus ist: 1, 6, 11, 3, 8, 5, 13, 10, 2, 7, 4, 12, 9. Sie stimmt im Allgemeinen mit der Reihenfolge im $^5/_{21}$-Cyklus überein, nur die zwei letzten Glieder 12 und 13 sind im complexen Cyklus gegen die nächst benachbarten 4 und 5 vertauscht, d. h. sie fallen hinter dieselben, statt wie im $^8/_{21}$-Cyklus vor dieselben. In Fig. 14, Taf. IV, ist sogar nur Blatt 13 gegen 5 vertauscht; 12 fällt noch vor 4, wie im $^8/_{21}$-Cyklus.

Noch möge zur weiteren Bestätigung der hier dargelegten Gesichtspunkte ein Anschluss eines 8zähligen Cyklus an einen 3zähligen seine Stelle finden. Ich habe ihn bei *Ranunculus ficaria* — ein Seitenstück zu *Adonis* — studirt, und hierüber unter Anderem Ausführlicheres in den Abhandlungen der 2. Klasse der böhmischen Akademie der Wissenschaften[1]) niedergelegt.

Abweichend von Eichler, noch mehr von Payer und Baillon, welche in der Corolle der Section *Ficaria* ein wirkliches (positives)

1) Ein deutsches Resumé im Bulletin international 1898: Beiträge zur Phyllotaxie der Blüthen. — Ich will hier einen Fehler berichtigen, der sich dort in Fig. 14C, Tab. II eingeschlichen hat und den ich bei der Revision der Tafel übersehen habe. Fig. 24 ist richtig, aber im zugehörigen Diagramm Fig. 24 *C* soll Blatt 10 als Blatt 5 bezeichnet sein und die Blätter 7 und 8 von aussen decken; Blatt 12 ist mit 10 zu beziffern und 13 mit 12 (13).

doublement zu sehen vermeinten, fand ich dort die Corolle am
ıfigsten im 8zähligen Cyklus nach $^3/_8$. Die Petalen (Honig-
tter nach Prantl's[1]) Terminologie) waren zu 4 und 4 jederseits
Diameters, der durch Sepalum 2 geht, gestellt (Fig. 12, Taf. IV).
spiralige und zweifelsohne auch genetische Reihenfolge nach
war nach der Insertion und Deckung, zum Theil auch nach
Grösse der Petalen leicht und sicher zu bestimmen. Die zwei
ten Kronblätter, gewöhnlich durch bedeutendere Grösse, nament-
ı Breite ausgezeichnet (4 und 5 in Fig. 12, Taf. IV) fallen in
Lücken zwischen Sepal. 1 und 2 und zwischen 2 und 3,
en also annähernd gleiche Stellung wie die zwei innersten
itter eines Cyklus $^2/_5$. Das erste Kronblatt 4 folgt auf Sep. 3
einer Uebergangsdivergenz, die sich aus Fig. 12, Taf. IV, leicht
timmen lässt. Dieser Winkel ist, weil $^3/_8 > ^1/_3$, etwas kleiner
$^1/_2$, mit welcher Divergenz das erste Blatt eines zweiten
ihligen Cyklus folgen würde. Er ist um den zwischen 3 und 8
genden Winkel kleiner als $^1/_2$. Der Winkel zwischen 3 und 8
gleich dem Winkel zwischen 2 und 3 minus dem Winkel zwischen
und 8, also $^1/_3 - \frac{2^1/_2}{8} = ^1/_{48}$. Die Uebergangsdivergenz beträgt
o $^1/_2 - ^1/_{48} = ^{23}/_{48}$. Die positive Prosenthese, um welche die
bergangsdivergenz grösser ist als $^1/_3$, der Winkel zwischen 1 und 4,
$= ^1/_8 + ^1/_{48} = ^7/_{48}$.

Vergleicht man endlich die Reihenfolge der Glieder des com-
xen Cyklus $^1/_3 + ^3/_8$: 1, 9, 4, 7, 2, 10, 5, 8, 3, 11, 6 mit jener
$^8/_{21}$-Cyklus (Fig. 9, Taf. IV), so sieht man eine vollkommene
bereinstimmung in der Reihenfolge aller Glieder ohne Ausnahme.

Den Anschluss eines 6zähligen complexen Cyklus $^1/_3 + ^1/_3$ an
en mit ihm alternirenden $^1/_3$-Cyklus habe ich bei *Hepatica* be-
ıchtet. Obzwar Eichler für *Hepatica* dasselbe Diagramm wie
Ficaria verwendet hat, fand ich doch bei ersterer verschiedene
veichende Stellungen des petaloiden Perigons zum 3zähligen,
chartigen Involucrum. Nicht gerade selten besteht das Perigon
ı *Hepatica* aus zwei miteinander und mit dem Hüllkelch alter-
enden 3zähligen Cyklen, so dass der zweite Perigonkreis gerade

---

1) Dass die Honigblätter der Ranunculaceen und Berberideen aus Staubblättern
tanden sind, daran zweifle ich nicht mehr, sie aber deswegen vom Begriff der
nblätter auszuschliessen, ist unberechtigt, da, wie bereits bemerkt, nicht nur die
ninodien, sondern auch die Krone und die Perianthien überhaupt diesen Ursprung
en. Der Name Honigblatt ist also ein Synonym für ein nectarientragendes Kron-
t und mag höchstens der Kürze wegen gebraucht werden.

über den Hüllkelch fällt. (Bei *Ficaria* habe ich eine derartig zum Kelch orientirte 6zählige Krone niemals finden können.) Der Uebergangsschritt zwischen den Cyklen beträgt $^1/_3 + ^1/_6 = ^1/_2$.

Einmal jedoch traf ich eine Blüthe an, in der die sechs Perigonblätter, ebenfalls zwei Cyklen bildend, paarweise mit dem Hüllkelch alterniren, so wie Fig. 13, Taf. IV es darstellt. Die Blätter 1 3 gehören dem Hüllkelch an, 4, 5, 6 sind deutlich die äusseren, 7, 8, 9 die inneren Perigonblätter. Die sechs Perigonblätter bilden einen complexen Cyklus $^1/_3 + ^1/_3$ mit der Uebergangsdivergenz $^1/_2$, wie gewöhnlich, so dass Blatt 7 diametral dem Blatt 6, 8 dem Blatt 4 und 9 dem Blatt 5 gegenüber fällt. Der complexe Perigoncyklus ist aber symmetrisch zum voraufgehenden $^1/_3$-Cyklus des Involucrums gestellt; die Perigonblätter alterniren paarweise (die Paare 4 und 7, 5 und 8, 6 und 9) mit dem Hüllkelch und stehen auch paarweise (die Paare 4 und 9, 5 und 7, 6 und 8) über den drei Blättern des Hüllkelches. Die Uebergangsdivergenz vom Blatt 3 zu 4 ist nun kleiner als $^1/_2$ oder $^6/_{12}$, mit der ein einfacher 3zähliger Cyklus folgen würde, aber grösser als $^1/_3$ oder $^4/_{12}$, beträgt also, wie Fig. 13, Taf. IV zeigt, $^5/_{12}$, die Prosenthese $^1/_{12}$.

Wenn nun in einem solchen complexen 6zähligen Spiralcyklus die longitudinalen Distanzen und die Zeitintervalle auf Null sich verkürzen, so wird der so entstandene simultane Kreis, wenn dem 3zähligen Cyklus noch ein äusserer, mit ihm alternirender $^1/_3$-Cyklus vorausgeht, mit den beiden Cyklen im Ganzen alterniren, wie z. B. ein 6zähliger Staminalkreis mit einem $^1/_3 + ^1/_3$-Perigon alternirt. (Fig. 10, Taf. IV, worin die $^5/_{12}$-Divergenz zwischen 6 und 7 gleichfalls sehr deutlich zu ersehen.)

Der einzige 6zählige Staminalkreis von *Rumex*, der äussere von *Rheum* entspricht aber dem 6zähligen complexen Cyklus in Fig. 10 oder 13, Taf. IV nicht genau, weil bei diesen Polygoneen die Stamina paarweise vor den äusseren Sepalen mehr genähert sind, zwischen den Paaren aber grössere Zwischenräume sich befinden. In diese vor den inneren Sepalen vorhandenen Zwischenräume fallen bei *Rheum* die drei Glieder eines zweiten Staubblattkreises, so zwar dass alle neun Staubblätter einen complexen Cyklus mit gleichen Abständen der benachbarten Glieder bilden, von denen aber die drei des inneren Kreises 10, 11, 12 den inneren Perigonblättern superponirt sind (Fig. 16, Taf. IV). Wenn wir nun auf die ursprünglichere spiralige Reihenfolge zurückgehen, so beträgt der Uebergangsschritt vom 3. inneren Perigonblatt 3 zum 1. Staub-

att 4 nicht mehr $^5/_{12}$ (= $^1/_3$ + $^1/_{12}$), sondern $^4/_9$ (= $^1/_3$ + $^1/_9$), e Prosenthese $^1/_9$ ist um $^1/_{36}$ grösser als die Prosenthese $^1/_{12}$. vorigen Falle.

In der Blüthe von *Rumex* fehlt zwar der innere 3zählige aubblattkreis, er ist aber nur unterdrückt, was die wie bei *heum* episepalen Carpelle beweisen, daher die Lage der sechs aubblattanlagen dieselbe wie bei *Rheum* und in Folge dessen asselbe scheinbare (negative) Dedoublement.

Die Reihenfolge der Glieder 1, 9, 6, 3, 8, 5, 2, 7, 4 ist in ig. 13 und 16, Taf. IV dieselbe und stimmt auch mit jener in inem $^8/_{15}$- oder $^8/_{21}$-Cyklus überein bis auf das letzte Glied 9, elches, statt vor 1 (zwischen 4 und 1) zu fallen, hinter 1 (zwischen und 6) zu stehen kommt.

Aus Vorstehendem geht, wie ich meine, deutlich hervor, dass war die Uebergangsdivergenz und die Prosenthese beim Anschlusse eteromerer Cyklen für bestimmte Fälle ganz bestimmte Grössen ind, dass aber diese Grössen nicht durch mathematische Formeln oraus bestimmt sind, so dass die Lage des zweiten Cyklus durch ie bedingt wäre, sondern dass diese Lage einzig und allein nach inem die Anordnung beherrschenden Symmetriegesetz der Blüthenbildung erfolgt. Dasselbe Symmetriegesetz bestimmt die Lage des ersten Gliedes im zweiten Cyklus, damit die Uebergangsdivergenz und die Prosenthese. Die gegenseitige Lage der Glieder in dem von beiden, möglichst alternirenden Cyklen gebildeten complexen Cyklus stimmt hierbei mit jenem in einem einfachen Cyklus nach höherem Divergenzbruche überein; allenfalls zeigt sich im letzten oder auch vorletzten Gliede eine geringe Abweichung, nämlich eine Umstellung als eine Folge der sich summirenden Unterschiede der Divergenzen des complexen von denen des einfachen Cyklus mit höherem Divergenzbruch.

Figuren-Erklärung.

Tafel IV.

In den genetischen Diagrammen sind die älteren Glieder des 8—6zähligen Cyklus grösser, die jüngeren kleiner dargestellt.

Fig. 1. *A* Genetisches Diagramm von *Tropaeolum*; 1 - 8 phyllotaktische Reihenfolge der Staubblätter; (1), (3), (4), (5) Bezeichnung nach der ontogenetischen Reihenfolge. *B* Diagramm der hypothetischen 10männigen Blüthe einer älteren Stammform von *Tropaeolum*.

Fig. 2. Genetische Diagramme von *Scleranthus annuus*, *A* mit 8, *B* mit 7 Staubblättern, nach Payer construirt.

Fig. 3. Genetisches Diagramm von *Cardiospermum helicacabum*, nach Payer. Entwickelung des Androeceums absteigend mit Stam. 5 und 7 beginnend.

Fig. 4. *A*—*D* Diagramme von *Aesculus hippocastanum*, nach eigener Beobachtung; Genesis mit Stam. 1—5 beginnend, nach Payer. *A* mit 8 Staubblättern, *B* desgleichen, aber 4 und 7 mit den Staubfaden verwachsen (ontogenetisches Dedoublement), *C* mit 7 Staubblättern, wie am häufigsten, *D* mit 6 Staubblättern. *E* Diagramm einer hexandrischen Blüthe von *Aesculus macrostachya*. *F* Die Blüthe dieser Art ausgebreitet.

Fig. 5. Genetisches Diagramm von *Acer tataricum*, nach Payer; Stam 1—5 zuerst auftretend.

Fig. 6. Genetisches Diagramm von *Stellaria media* f. *triandra* (*pallida* Pir.), nach Schumann. Verkümmernde Kronblätter 1—5 mit Stam. 1—3 im 8zähligen Cyklus.

Fig. 7. Genetisches Diagramm von *Polygala*, nach Payer.

Fig. 8. Diagramm von *Polygonum*. *A* mit 8 Staubblättern, Orientirung der Blüthe zum Deckblatt *b* und Vorblatt *v* mit angegeben; *B* mit 7 Staubblättern.

Fig. 9. Schema des $^{8}/_{21}$-Cyklus.

Fig. 10. Zwei alternirende Cyklen nach $^{1}/_{3}$, mit ihnen alternirt ein zweiter complexer Cyklus $^{1}/_{3}$ + $^{1}/_{3}$. Uebergangsdivergenz von 6 zu 7 = $^{5}/_{12}$.

Fig. 11. Schema eines $^{3}/_{8}$-Cyklus, der an Blatt 5 eines vorausgehenden fünfzähligen Cyklus mit Uebergangsdivergenz $^{27}/_{80}$ mit Blatt 6 sich anschliesst.

Fig. 12. Ein $^{3}/_{8}$-Cyklus mit vorausgehendem $^{1}/_{3}$-Cyklus alternirend; Uebergangsdivergenz $^{23}/_{48}$ (z. B. *Ranunculus ficaria* häufig).

Fig. 13. Ein complexer $^{1}/_{3}$ + $^{1}/_{3}$-Cyklus mit einem vorausgehenden $^{1}/_{3}$-Cyklus alternirend, Uebergangsdivergenz $^{5}/_{12}$ = $^{20}/_{48}$ (z. B. bei *Hepatica nobilis* als seltener Specialfall).

Fig. 14. Ein $^{3}/_{8}$-Cyklus mit einem vorausgehenden $^{2}/_{5}$-Cyklus alternirend, mit Uebergangsschritt $^{29}/_{80}$ (z. B. bei *Adonis*-Arten).

Fig. 15. Ein 8zähliger Cyklus, mit einem 8zähligen Cyklus alternirend; Prosenthese (auf kurzem Wege der Spirale) positiv (+ $^{1}/_{16}$).

Fig. 16. Ein complexer Staminalcyklus ($^{1}/_{3}$ + $^{1}/_{3}$) + $^{1}/_{3}$, zwei alternirenden $^{1}/_{3}$ Cyklen des Perigons superponirt (z. B. *Rheum*); Uebergangswinkel zwischen 3 und 4 beträgt $^{4}/_{9}$.

Ieber Eiweisssynthese in grünen Phanerogamen.

Von

Barthold Hansteen.

Mit 2 Textfiguren.

I. Einleitung.

Wie bekannt, zielt der pflanzliche Stoffwechsel nicht allein auf ie Herbeischaffung von plastischem Materiale zur Neubildung von ellwänden und Protoplasma oder darauf, durch chemische Umgerungen die für den ferneren Aufbau nothwendigen Betriebsräfte herbeizuschaffen; seine Aufgabe liegt auch im Interesse es Stofftransportes, indem in einer Zelle enthaltene wenig oder icht bewegliche Stoffe in leicht diosmirende Formen übergeführt erden. Diese können leicht nach den Verbrauchsorten translocirt erden, wo sie dann entweder bald verbraucht, d. h. wieder in das piel des Stoffwechsels hineingezogen oder unter derselben oder nderer mehr condensirter Form als Reservenahrung für kürzere der längere Zeit gespeichert werden.

Als Reservenahrung in der pflanzlichen Zelle findet man von ohlenhydraten und Fetten: Cellulose, Stärke, Inulin, Glykogen, alaktin, fette Oele und Di- und Monosaccharide, von welchen esonders Rohrzucker und einige Kupferoxyd direct reducirende uckerarten eine wichtige und hervorragende Rolle spielen. Von iweissstoffen findet man theils eigentliche solche, theils Proteïde, heils endlich auch Spaltungsproducte der Eiweissstoffe. Besonders erbreitet in dieser Richtung sind die krystallisirenden, leicht löslichen Amide resp. Amidosäuren, die ein wichtiges Translocationsmittel für die grossen und deshalb auch schwer oder nicht transportablen Eiweissmolekülen bilden.

Die reiche Verbreitung der Amide resp. Amidosäuren im Pflanzenreiche, wo sie sowohl in ruhenden als in wachsenden

Organen auftreten, ist durch zahlreiche Arbeiten, besonders von E. Schulze und seinen Schülern, festgestellt worden.

Zuerst constatirt wurde auf mikrochemischem Wege[1]) das ungemein häufige Auftreten von Asparagin. In seiner interessanten und scharfsinnigen Arbeit: „Ueber die physiologische Rolle und die Verbreitung des Asparagins im Pflanzenreiche"[2]) wies so Borodin grössere oder kleinere Mengen von Asparagin nach in normalen Sprösslingen (auch in Blumen und Früchten) von *Populus tremula*, *Quercus pedunculata*, *Tilia parvifolia*, *Caragana arborescens*, *Prunus Padus*, *Crataegus sanguinea*, *Amelanchier vulgaris*, *Ulmus effusus*, von verschiedenen *Spiraea*-Arten, wie *Spiraea sorbifolia*, *Sp. salicifolia* und *opulifolia*, und endlich, wenn Bedingungen – d. h. Mangel an bestimmten Kohlenhydraten – für eine Anhäufung von Asparagin in den Zellen zugegen waren, auch von *Larix europaea*, *Betula alba*, *Alnus glutinosa*, *Sorbus aucuparia*, *Syringa vulgaris*, *Fraxinus excelsior*, *Sambucus racemosa*, *Lonicera tatarica*, *Acer platanoides*, *Berberis vulgaris*, *Cornus sanguinea*, *Vaccinium Myrtillus*, *Urtica dioica*, *Calla palustris*, *Zea Mays*, *Poa annua* u. a. Ein Decennium nachher bestätigte O. Müller[3]) diese Borodin'sche Entdeckung; zudem ist sie später bestätigt worden durch zahlreiche und durch Hilfe sinnreicher Methoden ausgeführte quantitative Analysen, wie man auch hauptsächlich mittelst solcher das Auftreten und die Verbreitung anderer Amide resp. Amidosäuren — überhaupt organischer N-Verbindungen im phanerogamen Pflanzenkörper – kennen gelernt habe. So hat man gefunden, dass Glutamin ein beinahe ebenso gewöhnlich verbreitetes Amid ist wie Asparagin. In reichlichen isolirbaren Mengen kommt es bei zehn, soweit verschiedenen Familien vor wie: Chenopodiaceae, Caryophyllaceae, Umbelliferae, Cruciferеae, Labiatcae, Cucurbitaceae, Euphorbiaceae, Compositeae, Abietineae und endlich auch bei verschiedenen Polypodiaceen[4]). Ausserdem lassen sich bei verschiedenen Pflanzen grössere oder kleinere Mengen Leucin, Tyrosin, Phenylalanin, Amidovaleriansäure und Arginin nachweisen. Kellner[5]) fand, dass in verschiedenen

1) Durch Behandlung nicht zu dünner Schnitte mit absolutem Alkohol.

2) Botanische Zeitung 1878.

3) O. Müller, Ein Beitrag zur Kenntniss der Eiweissbildung in der Pflanze. Landw. Versuchsstationen, Bd. XXXIII, 1887.

4) E. Schulze, Landw. Versuchsstationen, Bd. XLVIII.

5) O. Kellner, Landw. Jahrb., Bd. 8, Supplement, 1879.

rpflanzen Amidokörper oft in bedeutenden Mengen auftreten. llen in Wiesengräsern 21,8—34,8 %, in jungen Roggenpflanzen 38,5 % des Gesammtstickstoffes auf diese Stoffe. Bei nor-ı, im Freien wachsenden *Vicia Faba major* fand Emmerling[1]), lebhaft wachsende Theile immer mehr Amide enthalten als ›, und dass sowohl in Wurzeln, Stengeln und Blättern als in :en und Samen die absolute Menge von Amidokörpern bis :in Maximum zunimmt, das früher in den vegetativen als in :eproductiven Organen erreicht wird, um dann schneller oder amer wieder abzunehmen, d. h. die Amide strömen nach den ıden Samen hin, wo sie in Eiweiss umgewandelt werden. Ein ches Verhalten bezüglich des Auftretens und der Vertheilung der lokörper beobachtete Hornberger und E. v. Raumer[2]) bei und Hornberger[3]) bei *Sinapis alba*.

Schon seit den Arbeiten Hartig's[4]) und Pfeffer's[5]) über die Ver-ung und physiologische Function des Asparagins ist es eine That-ı gewesen, dass im vegetabilischen Organismus das Eiweissmolekül ·eifenden Zertrümmerungen unterworfen ist, ob nun diese auf enzy-ıchem Wege unter Bildung von Albumosen und Peptonen u. a.[6])

1) A. Emmerling, Landw. Versuchsstationen, Bd. XXIV u. XXXIV.

2) Hornberger und E. v. Raumer, Landw. Jahrb., Bd. 11, 1882.

3) Hornberger, Landw. Versuchsstationen, Bd. XXXI, 1885.

4) Th. Hartig, Die Entwickelungsgeschichte des Pflanzenkeimes, dessen Stoff-g und Stoffwanderung während des Reifens und Keimens. Leipzig 1858.

5) W. Pfeffer, Untersuchungen über die Proteïnkörner und die Bedeutung des ıgins beim Keimen der Samen. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. VIII; vergl. auch r. Versuchsstationen, Bd. XV, 1872.

6) Wie im Thierkörper (E. Drechsel, Archiv f. Anatomie u. Physiologie, l. Abtheil., 1891) scheint es nicht unwahrscheinlich, dass bei der hydrolytischen spaltung auch im pflanzlichen Organismus Albumosen und Peptone als die Producte hervorgehen. Albumosen lassen sich hier und da nachweisen und ie Peptone anbelangt, so sind unsere Kenntnisse über die Verbreitung peptoni-er Enzyme im Pflanzenreiche in neuerer Zeit erweitert worden durch die exacte · Neumeister's: „Ueber das Vorkommen und die Bedeutung eines ıslösenden Enzyms in jugendlichen Pflanzen" (Zeitschr. f. Biologie, Bd. 12, 1894). Neumeister sagt (p. 457): „Gewisse Keimlinge (soweit dies ucht wurde: Gerste, Mohn, Rüben, Mais und allenfalls Weizen) enthalten von bestimmten, nicht zu frühen Vegetationsstadium an ein eiweisslösendes Enzym, ı Menge in den jungen Pflanzen deutlich zugenommen hat, wenn deren Halme eine Höhe von 15—20 cm erreicht haben." In den genannten Pflanzen fand ıeister auch bedeutende Mengen von Pepton: „Hieraus muss geschlossen werden, die in den eben genannten älteren Keimlingen und jugendlichen Pflanzen nach-ıren Peptonmengen während der Vegetation gebildet werden. Diese Peptonbildung

oder durch Athmungsprocesse[1]) oder anderweitige sich im arbeitenden Protoplasma abspielende Stoffwechselprocesse hervorgerufen werden[2]).

Im phanerogamen Pflanzenkörper lassen sich also grössere oder kleinere Mengen von Amidosäuren der fetten Reihe, von aromatischen Amidosäuren und von basischen N-Verbindungen nachweisen: Asparagin, Glutamin, Leucin, Tyrosin, Phenylalanin, Amidovaleriansäure und Arginin — also eben dieselben Producte, die man erhält, wenn Eiweissstoffe durch Säuren oder Alkalien künstlich zerspalten werden. Da diese in der Pflanze gefundenen krystallisirenden Stickstoffverbindungen theils mit voller Sicherheit, theils mit grosser Wahrscheinlichkeit als primäre Eiweisszersetzungsproducte betrachtet werden können, sprach schon v. Gorup-Besanez[3]) im Jahre 1874 die Vermuthung aus, dass die Eiweissspaltung in der Pflanze in chemischer Richtung wesentlich in derselben Weise verläuft wie die künstliche. Schulze behauptet dasselbe[4]).

In der Pflanze treten indessen die bei der Eiweisszertrümmerung entstandenen Producte in ganz anderen Mengenverhältnissen auf, als wenn dieselben Eiweissstoffe auf künstlichem Wege zerspalten werden. So giebt Schulze an[5]), dass, während 100 Theile

---

geht höchst wahrscheinlich durch eine Spaltung vorhandener Eiweissstoffe vor sich, wobei unser peptonisirendes Enzym eine Rolle spielt" (p. 460). In Samen von Lupine, Wicke und Hafer fand er Pepton als Reservenahrung gespeichert; bei Pflanzen, wie Erbsen und Roggen, scheint der zur Peptonbildung führende Process nicht durch ein peptonisirendes Enzym hervorgerufen zu werden, sondern durch eine unmittelbare Plasmawirkung.

1) Vergl. Borodin, l. c., p. 826—827. — Pfeffer, Pflanzenphysiologie I, 1881, p. 300. — W. Palladin, Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. V u. VI. — H. Clausen, Landw. Jahrb., Bd. 19. — F. Kosutany, Landw. Versuchsstationen, Bd. XLVIII.

2) Schon C. v. Nägeli hat in seiner berühmten Arbeit: „Theorie der Gährung" (p. 12) angedeutet, dass Eiweissspaltung auch eine Folge unmittelbarer Protoplasmawirkungen sein kann: „Es ist sehr fraglich, ob der Organismus jemals Fermente bilde, welche innerhalb des Plasmas wirksam sein sollen; denn hier bedarf er ihrer nicht, weil ihm in den Molekularkraften der lebenden Substanz viel energischere Mittel für chemische Wirkung zu Gebote stehen."

3) V. Gorup-Besanez, Ber. d. Deutsch. Chem. Gesellsch., Bd. 7, 1874 und Bd. 10, 1877.

4) E. Schulze, Landw. Jahrb., Bd. 7, 9 u. 10. Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. XX u. XXVI.

5) Schulze, Ueber den Eiweissumsatz im Pflanzenorganismus. Landw. Jahrb., Bd. 14, 1885.

ockensubstanz von Kürbis-Keimlingen 1,75 Theile Glutaminsäure, er nur 0,06 Theile Asparagin, 0,25 Theile Tyrosin und höchst bedeutende Mengen Leucin gaben, so erhielt man von den weissstoffen des Kürbissamens, wenn sie künstlich durch Salzure und Zinnchlorür zerspalten wurden, 3,4 Theile Glutaminure, 2,5 Theile Asparaginsäure, 2 Theile Tyrosin und ganze) Theile Leucin. Ferner, während 100 Theile Conglutin des upinensamens bei künstlicher Zertrümmerung nur 1,5 Theile Asaraginsäure, dagegen 6 Theile Glutaminsäure, ungefähr 2 Theile yrosin und 20 Theile Leucin gaben, so fiel bei 24—26 Tage ten Lupinen-Keimlingen mehr als die Hälfte des Gesammtstickoffes auf Asparagin; Glutamin dagegen konnte gar nicht nachewiesen werden und Tyrosin und Leucin traten nur als Spuren auf.

Gewöhnlich bekommt man bei der künstlichen Eiweisssspaltung rössere Mengen Leucin, dagegen nur wenig Asparagin- und Gluaminsäure. In der Pflanze ist es umgekehrt; hier prävalirt geröhnlich Asparagin und Glutamin, während Leucin nur bei Wicken ı grösseren Quantitäten gefunden worden ist. In Runkelrüben rävalirt das Glutamin, während die Asparaginmenge nur klein ist; ie ist mehr als 30 Mal kleiner als die Glutaminmenge[1]). In Iöhren giebt es auch grössere Mengen Glutamin, aber weder z. B. Asparagin noch Tyrosin. In Kürbis-Keimlingen, wo gleichfalls das Glutamin oft massenhaft auftritt, findet man oft grosse Mengen Tyrosin, während diese Amidosäure bei manchen anderen Pflanzen ur spurenweise oder gar nicht sich vorfindet. In Wicken-Keimingen überwiegen die Asparaginmengen bedeutend die Glutaminnengen. Auch in Kartoffeln prävalirt das Asparagin. So beschlagahmte bei fünf verschiedenen Sorten nach Schulze und Barbieri[2]) las Asparagin in dem von Albumin befreiten Saft ganze 46,7% wahrscheinlich noch mehr) vom Gesammtstickstoffe; 40,8% fielen uf Tyrosin und Leucin. Endlich treten in Keimpflanzen von *Picea excelsa* und *Abies pectinata* grosse Mengen Arginin auf, lagegen wenig Asparagin und Glutamin[3]). Es könnte demnach o aussehen, als ob verschiedene Pflanzen ihre Eiweissstoffe nicht uf dieselbe Weise zertrümmern, so dass bei einer Art eine Sorte

1) Schulze u. Urich, Landw. Versuchsstationen, Bd. XX.

2) Landw. Jahrb., Bd. 9, 1880, p. 711.

3) Schulze, Ueber die beim Umsatz der Proteïnstoffe in den Keimpflanzen einiger Coniferen-Arten entstehenden Stickstoffverbindungen. Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. XXII, 1896.

Spaltungsproducte auftrete, bei einer anderen eine andere; gegen eine solche Anschauung spricht indessen das wechselnde Auftreten von Amiden resp. Amidosäuren selbst bei derselben Species. In Keimpflanzen von Kürbis und Tanne findet man nämlich bald grosse Mengen Glutamin neben kleinen Mengen Asparagin, bald das umgekehrte Verhältniss, grosse Mengen Asparagin neben kleinen Mengen Glutamin. Nach Schulze[1]) findet man Tyrosin in den Kotyledonen 6—8tägiger Keimpflanzen der gelben und blauen Lupine; 2—2½ wöchentliche Keimpflanzen derselben Lupinenarten gaben aber, selbst bei Verarbeitung grosser Materialmengen, kein Tyrosin. Auch Leucin trat in isolirbaren Mengen in den Kotyledonen 8tägiger, etiolirter Keimpflanzen der gelben Lupine auf, nicht aber, wenn die Pflänzchen älter waren. In jungen etiolirten *Vicia sativa* findet man Leucin, Amidovaleriansäure und Phenylalanin, in grünen Exemplaren dagegen nur Leucin. Diese Amidosäure findet man auch in grünen *Lupinus luteus*, während etiolirte Pflanzen dieser Art nicht Leucin (jedenfalls nicht in isolirbaren Mengen) enthalten, sondern Amidovaleriansäure und Phenylalanin. Grüne *Lupinus albus* enthalten Amidovaleriansäure und Leucin, die etiolirten Pflanzen dagegen Amidovaleriansäure und Phenylalanin[2]) Diese ungleichmässige Zusammensetzung des in selbst nahe verwandten Pflanzen oder sogar in derselben Art enthaltenen Gemenges stickstoffhaltiger Zersetzungsproducte erklärt Pfeffer in der Weise, dass im pflanzlichen Stoffwechsel die Eiweissstoffe selbst bei gleicher Constitution in verschiedener Weise abgebaut werden können: „Da aber bei der Verarbeitung im lebenden Protoplasten, wie aus den synthetischen Operationen hervorgeht, die allermannigfachsten Atomumlagerungen in elegantester Weise vollbracht werden, so muss eine gleiche Befähigung auch in Bezug auf die regressive Metamorphose zugestanden werden. Es ist deshalb sehr wohl möglich, dass der Abbau von Anbeginn in verschiedener Weise ausgeführt wird und andere Producte liefert, als die Zerspaltung der Eiweissstoffe durch Enzyme, Säuren u. s. w. Uebrigens lehren die zahlreichen Fälle von sog. Tautomerie, dass bei verschiedener Wechselwirkung im Acte des Zerspaltens eine differente Atomverkettung erreichbar ist und

---

1) E. Schulze, Ueber die Bildungsweise des Asparagins in den Pflanzen. Landw. Jahrb., Bd. 27, 1898.

2) E. Schulze, l. c. Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. XXII, 1896, p 43[illegible]

:h verschiedenen Erfahrungen über die Proteinstoffe ist es zudem
ɔifelhaft, ob die Amidosäuren in dem Molekül der Eiweissstoffe
iformirt sind"[1]). Schulze giebt freilich zu, dass „vielleicht in
em ungleichen Abbau der Eiweissmoleküle eine der Ursachen
' die ungleichmässige Zusammensetzung des in den Keimpflanzen
h findenden Gemenges von Amidokörpern liegen könne. Einige
im Studium der Eiweisszersetzung ausserhalb des Organismus
machte Erfahrungen lassen Raum für die Annahme, dass bei der
ɔaltung der Eiweissstoffe die gleichen Atomgruppen bald Leucin,
ld ein Gemenge von Leucin und Amidovaleriansäure, oder dass
ɔ überhaupt wechselnde Quantitäten homologer Amidosäuren
ifern"[2]), ferner dass es möglich ist, dass der Eiweissumsatz in
ɪr Pflanze andere Producte liefern könne als der durch Säuren
ler Trypsin hervorgebrachte, indem die Producte dadurch ver-
hieden werden können, „dass in der Pflanze die Spaltungsproducte
ımittelbar nach ihrer Bildung synthetisch verarbeitet werden (so
ɪss gewissermassen dem Zersetzungsprocess Synthesen sich bei-
engen)"[2]). Er nimmt aber mit Kossel an[3]), dass das grosse
iweissmolekül von kleineren Verbänden aufgebaut ist, die, weil
e ein festeres Gefüge besitzen, bei der hydrolytischen Zersetzung
ɪr Eiweisskörper als Spaltungsproducte auftreten, dass also die
tomcomplexe in den Amidosäuren oder Hexonbasen (Arginin),
e bei der Eiweisszersetzung gebildet werden, im Eiweissmoleküle
s constituirende Atomgruppen präformirt sind, und hält daher an
ɪr von ihm schon seit mehreren Jahren[4]) ausgesprochenen Be-
ɪuptung fest, dass die Eiweisszersetzung im Pflanzenkörper die
mide, insoweit dieselben primäre Spaltungsproducte sind, in dem
eichen Mengenverhältniss liefern muss wie die Eiweisszersetzung
ırch chemische Agentien. Schulze meint also, dass das von
nbeginn in der lebenden Pflanze bei der Eiweisszersetzung ge-
ldete Gemenge von Spaltungsproducten qualitativ von derselben
ısammensetzung ist, wie das bei der künstlichen Eiweisszersetzung
ıtstandene; quantitativ verschieden wird die Zusammensetzung nur,
ɔil manche der gebildeten Producte, wie Tyrosin, Leucin, Amido-

1) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie I, 1897, p. 464.

2) E. Schulze, Ueber den Eiweissumsatz und die Bildungsweise des Asparagins
ı des Glutamins in den Pflanzen. Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. XXVI, 1899.

3) A. Kossel, Ueber die Eiweissstoffe. Deutsch. med. Wochenschr. 1898,
. 37.

4) Vergl. Botan. Zeitung 1879 und Landw. Jahrb., Bd. 9, 1880.

valeriansäure, Phenylalanin, Arginin, bald nach ihrer Bildung in dem regen Stoffwechsel mehr oder weniger vollständig zersetzt werden, d. h. eine Umwandlung erfahren; und zwar besteht diese Umwandlung darin, dass die genannten Stickstoffverbindungen bei vielen Pflanzen in Asparagin, bei anderen dagegen in Glutamin umgewandelt werden[1]).

Als Stütze für diese Anschauung führt Schulze an[2]), dass, während in den Kotyledonen etiolirter Keimpflanzen der gelben Lupine das Asparagin den anderen Eiweisszersetzungsproducten gegenüber sich nicht in überwiegender Menge vorfindet, fallen in den Achsenorganen 70—80% der in Form nicht eiweissartiger Verbindungen vorhandenen Stickstoffmenge auf Asparagin. Umgekehrt findet sich Arginin, das in den Kotyledonen in ansehnlicher Menge angehäuft ist, dagegen nicht in den Achsenorganen. Bei Kürbis enthalten die Kotyledonen der Keimpflanzen isolirbare Mengen Arginin, Tyrosin und Asparagin, aber kein Glutamin, das aber massenhaft in den Achsenorganen auftrete. Bei *Ricinus communis* enthalten die Achsenorgane reichlich Glutamin, die Endospermen dagegen Tyrosin und Arginin, aber kein Glutamin. Auch zahlreiche quantitative Bestimmungen[3]) sprechen für eine solche Umwandlung von gewissen Eiweisszersetzungsproducten in Asparagin bezw. Glutamin.

Dass jedenfalls eine Umwandlung von gewissen nicht eiweissartigen Stickstoffverbindungen in Asparagin bezw. Glutamin zweckmässig ist, geht aus folgenden Verhältnissen hervor. In vorliegender Arbeit zeigen Versuche mit *Lemna minor*, *Vicia Faba* und *Ricinus communis*, dass die verschiedenen Amide resp. Amidosäuren auch einen sehr verschiedenen Werth als Material für die Eiweisssynthese im Pflanzenkörper besitzen. So wird Asparagin, Glutamin und Harnstoff schnell und energisch in Eiweiss umgewandelt, wenn Traubenzucker, und Harnstoff und Glykokoll dasselbe, wenn Rohrzucker disponibel ist. Dagegen werden Leucin und Alanin in einer eventuell regenerationsfähigen Zelle als solche neben Trauben- oder Rohrzucker angehäuft, ohne dass irgend eine Eiweisssynthese deswegen realisirt wird.

1) Vergl. Landw. Jahrb., Bd. 7, 9, 12, 14, 17, 21 u. 27; ferner Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. XXIV u. XXVI und Chemiker-Zeitung 1897, No. 63.

2) Vergl. Landw. Jahrb., Bd. 17, p. 700 f. und Chemiker-Zeitung 1897, No. 63.

3) Vergl. M. Merlis, Landw. Versuchsstationen, Bd. XLVIII, 1897, ferner E. Schulze, Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. XXIV.

wohl man daraus nicht folgern darf, dass diese letztgenannten ckstoffverbindungen absolut keinen Werth als Material für die weisssynthese besitzen (cfr. Abschnitt III), so geht doch daraus t Sicherheit hervor, dass sie jedenfalls in dieser Richtung weit niger geeignet sind als Asparagin und Glutamin; ihre Umwandlung diese Amide muss daher als ein leicht erklärlicher und zweckissiger Process bezeichnet werden. Schulze hat übrigens die Urche für die Umwandlung in derselben Weise erklärt: „So kann doch derseits aus Hansteen's Versuchen geschlossen werden, dass die en genannten Stickstoffverbinduugen als Material für die Eiweissathese im Pflanzenorganismus einen ungleichen Werth besitzen. er Zweckmässigkeit, die uns in den Einrichtungen des Organisis überall entgegentritt, entspricht es aber, dass die zur Synthese r Eiweissstoffe unbrauchbaren oder wenig geeigneten stickstoffltigen Stoffe in der Pflanze in Verbindungen übergeführt werden, lche für jenen synthetischen Process leicht verwendbar sind"[1]).

Schulze bezeichnet es als möglich, dass die in Asparagin zw. Glutamin sich umwandelnden Stickstoffverbindungen weiter rfallen und von einem sich dabei bildenden stickstoffhaltigen est (Ammoniak?) entsteht unter Mitwirkung von organischen, ickstofffreien Stoffen Asparagin bezw. Glutamin synthetisch[2]). ine solche Bildungsweise scheint nicht unwahrscheinlich, da aus en Versuchen Kinoshita's[3]) und Suzuki's[4]) zu schliessen ist, ass Asparagin (und dann wohl auch Glutamin) aus Ammoniak nd stickstofffreien organischen Stoffen synthetisch gebildet werden ann. Beide diese Autoren arbeiteten mit den verschiedensten, ünen, phanerogamen Pflanzen und fanden, dass Ammoniumsalze hr leicht in Asparagin übergeführt werden. Nicht so geeignet ır Asparaginproduction zeigten sich die Nitrate.

Nachdem Hartig[5]) sich derart über seinen „Gleis" geäussert atte, „dass seine Lösung die Form sei, in welcher die stickstoffaltige, aus Reservestoffen gebildete Pflanzennahrung von Zelle zu

---

1) E. Schulze, Chemiker-Zeitung 1897, No. 63, Sep.-Abdr, p. 9.

2) E. Schulze, l. c. Landw. Jahrb., Bd. 27, 1898, p. 511.

3) Vergl. O. Loew, Das Asparagin in pflanzenchemischer Beziehung. Chemiker-Zeitung 1896, No. 16.

4) N. Suzuki, On the Formation of Asparagin in Plants under different Conditions. Bull. of the College of Agricult., Imperial University Tokio, Vol. II, No. 7.

5) Th. Hartig, l. c., p. 127 f.

Zelle sich fortbewegt". und Pfeffer im Jahre 1872[1]) feststellte, dass das Asparagin während der Keimung der Papilionaceen eine wichtige physiologische Rolle als Translocationsmittel für die nicht oder schwer transportablen, in den Kotyledonen aufgespeicherten Reserve-Eiweissstoffe spiele, erweiterte Borodin[2]) diese wichtige Entdeckung, indem er nachwies, dass das Asparagin nicht den Papilionaceen eigen ist, sondern bei den verschiedensten phanerogamen Pflanzen in allen Entwickelungsstadien auftritt (cfr. p. 418) und hier überall die angedeutete physiologische Function übernimmt. Er meint ferner, dass in allen lebensthätigen Zellen der Pflanze — nicht allein in den Kotyledonen während der Keimung — die Lebensprocesse ununterbrochene Eiweisszertrümmerungen zur Folge haben, wobei immer neue Mengen Asparagin und andere Zersetzungsproducte gebildet werden; unter günstigen Umständen, d. h. wenn geeignetes, stickstofffreies Material disponibel ist, werden aber diese wieder in Eiweiss umgewandelt. Die Wanderung der Eiweissstoffe im Pflanzenkörper wird demnach von einer unaufhörlichen Zersetzung und Neubildung von Eiweissmolekülen begleitet, indem beide diese Processe, wenn die Ernährungsbedürfnisse es fordern, in ein und demselben und in jedem Organe realisirt werden können. Dieser Borodin'sche Satz ist jetzt eine allgemein angenommene Thatsache geworden und zwar nicht allein, was das Asparagin betrifft, sondern auch mit Bezug auf die anderen im Pflanzenkörper auftretenden Eiweisszersetzungsproducte.

Schon im Jahre 1872 betonte Pfeffer[3]), dass bei dem Regenerationsprocesse Kohlenstoff aufgenommen werden muss. Wenn deshalb stickstofffreies Material fehlt oder zu diesem Zwecke nicht disponibel oder nicht geeignet ist, häufen sich die Amide inactiv in den Zellen an. Als nothwendig bei der Regeneration spricht indessen Pfeffer nur von stickstofffreiem Materiale überhaupt, während Borodin als wahrscheinlich annimmt, dass bei diesem Processe die Natur des disponiblen Kohlenhydrates nicht gleichgültig ist[4]); von dieser hängt es in erster Linie ab, ob unter übrigens geeigneten Umständen eine Regeneration zur Ausführung

---

1) W. Pfeffer, l. c. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. VIII, 1872.
2) J. Borodin, l. c.
3) W. Pfeffer, l. c. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. VIII, 1872, p. 557.
4) J. Borodin, l. c., p. 829 f.

kommt oder nicht; und zwar meint Borodin, dass Glykose das günstigste Material zur Asparaginregeneration liefere, während in der Zelle gespeicherte unlösliche stickstofffreie Reservenahrung bei diesem Processe sich völlig indifferent verhalten müsse. In einem Organe kann deshalb Asparagin angehäuft werden, wenn die Eiweisszersetzung schneller verläuft, als von vorhandener Stärke, fettem Oele u. s. w. Glykose gebildet wird, oder wenn die Zellen diese zu anderen Zwecken verwenden.

Diese Borodin'sche Annahme erklärte leicht die gleichzeitige Anhäufung von Asparagin und stickstofffreien Stoffen, die oft bei grünen Keimpflanzen zu beobachten ist, und die Schulze gegen die Pfeffer'sche Theorie ins Feld führte[1]). Schon im Jahre nachher, wie besonders in den späteren Jahren[2]), sieht man deshalb Schulze dieser Theorie beitreten, und in Uebereinstimmung mit Borodin erklärt er die in Runkel- und Zuckerrüben beobachtete Anhäufung von Glutamin und Asparagin neben grossen Mengen Rohrzucker in der Weise, „dass der Rohrzucker nicht zu denjenigen Stoffen gehört, welche an den im Protoplasma sich abspielenden, chemischen Processen Theil nehmen." Andere Beobachtungen, dass man in jungen Kartoffelpflanzen[3]) und in jungen sowie in älteren (blühenden) Exemplaren von Wicken, rothem Klee und Luzerne grössere Mengen von Asparagin und direct reducirendem Zucker nebeneinander angehäuft gefunden habe[4]), weiss aber Schulze nicht zu erklären, ohne anzunehmen, dass es nur die Bildungsgewebe sind, die aus Asparagin und Glykose Eiweissstoffe zu bilden vermögen.

Obgleich man zugeben muss, dass besonders die Bildungsgewebe, wo Eiweissmaterial zum Aufbau von neugebildeten Zellen immer erforderlich ist, befähigt sein müssen, Eiweisssynthese ins Werk zu setzen, ist es doch aber auf der anderen Seite ebenso natürlich anzunehmen, dass dieser Process auch in jeder lebensthätigen Zelle ausserhalb dieser Gewebe realisirt werden kann,

---

1) Vergl. A. Beyer, Landw. Versuchsstationen, Bd. IX, 1867 und E. Schulze, Landw. Jahrb., Bd. 7, 1878, p. 425 f.

2) E. Schulze, Ueber Eiweisszersetzung im Pflanzenorganismus. Botan. Zeitung 1879; ferner E. Schulze, Landw. Jahrb., Bd. 9, 1880 u. Bd. 17, 1888.

3) Vergl. J. Hungerbühler, Landw. Versuchsstationen, Bd. XXXII und Th. Seliwanoff, l. c., Bd. XXXIV.

4) Vergl. E. Schulze, E. Bosshard und E. Steiger, Landw. Versuchsstationen, Bd. XXXIII.

wenn nur die nothwendigen Bedingungen gegeben sind, und wenn das augenblickliche Bedürfniss es fordert.

Indessen werden ohne Zweifel in jeder lebensthätigen Zelle verschiedene Factoren auf den Verlauf des Regenerationsprocesses influiren, und erst die eingehendere Kenntniss der Natur und Wirkungsweise dieser Factoren werden uns einen vollständigen und in allen Richtungen befriedigenden Aufschluss über die genannten Verhältnisse geben können. Wie bei einem jeden anderen Stoffwechselprocesse wird sich auch bei der Regeneration eine regulatorische Thätigkeit geltend machen. Theils wird das wechselnde Ernährungsbedürfniss der Pflanze bezw. der Zelle eine solche hervorrufen können[1]). Wie ein Zuckermolekül in einer nicht hungernden Zelle als in dem Stoffwechsel inactive Stärke gespeichert wird, die sich indessen bald wieder in physiologisch thätigen Zucker umwandelt, sobald Mangel an solchem Materiale eintritt, werden sich wohl in einer Zelle, die augenblicklich nicht Neubildung von Eiweissstoffen nöthig hat, Amide und geeignete Kohlenhydrate nebeneinander anhäufen können, ohne dass deshalb ein Zusammengreifen im Dienste der Regeneration stattfindet. Erst der Reiz, den der eintretende Mangel an Eiweiss auf das arbeitende Protoplasma ausübt, wird die schlummernden Kräfte auslösen, ohne deren Hilfe eine Regeneration überhaupt nicht realisirbar ist. Theils scheint, nach Versuchen zu beurtheilen, die ich mit verschiedenen phanerogamen Pflanzen anstellte, regulatorische Thätigkeit in der genannten Richtung dadurch erreicht werden zu können, dass gewisse Aschenbestandtheile derart einen deckenden Einfluss auf die Glykose auszuüben vermögen, dass diese, selbst wenn sie in der Zelle in disponiblen Mengen neben grossen Mengen geeigneter Amide angehäuft ist, doch einem jeden physiologisch bedeutungsvollen Verbrauche im Dienste der Regeneration entzogen wird[2]).

Die Resultate vorliegender Arbeit bestätigen vollständig die Borodin'sche Annahme, dass bei der Umbildung der Amidstoffe

---

1) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie I, 1897, p. 462.

2) Da ich jetzt damit beschäftigt bin, diese unzweifelhaft existirende Beziehung zwischen gewissen Aschenbestandtheilen und Eiweissbildung näher zu untersuchen, sollen die bis jetzt angestellten Versuche, die übrigens in der vorläufigen Mittheilung von dieser Arbeit kurz erwähnt worden sind (vergl. B. Hansteen, l. c., Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. XIV, 1896, p. 369 f.), erst bei einer späteren Gelegenheit veröffentlicht werden.

in Eiweiss die Natur der Kohlenhydrate absolut nicht gleichgültig ist: Asparagin und Glutamin werden nur mit Traubenzucker, nicht mit Rohrzucker, Glykokoll dagegen nur mit dieser letzten Zuckerart und Harnstoff ebenso energisch mit Traubenzucker als mit Rohrzucker in Eiweiss umgewandelt. Eine Eiweissbildung aus Leucin, Kreatin und Alanin erfolgt aber weder mit Trauben- noch mit Rohrzucker.

Zieht man jezt in Betracht alle diese Verhältnisse, die auf die eine oder auf die andere Weise auf den Verlauf des Regenerationsprocesses resp. der Eiweisssynthese influiren: das augenblickliche Ernährungsbedürfniss des Organes resp. der Zelle, die eventuelle Deckung der Kohlenhydrate durch gewisse Aschenbestandtheile, deren Menge und Vertheilung in den Organen so bedeutend mit den verschiedenen Jahreszeiten variiren und endlich, dass in eventuell regenerationsfähigen Zellen bald Rohrzucker, bald Traubenzucker prävalire, so kann es nicht länger ein unerklärliches Räthsel sein, weshalb man oft, selbst in stark wachsenden Organen, grosse Mengen Asparagin (oder Glutamin) neben grossen Mengen Glykose oder Rohrzucker angehäuft findet, ohne dass deswegen eine Eiweisssynthese zur Ausführung kommt, oder weshalb in einer Pflanze Asparagin (oder Glutamin) auf einer Stelle inactiv deponirt, auf einer anderen Stelle dagegen in Eiweiss umgewandelt wird.

Rücksichtlich des Einflusses, den das Licht auf die Eiweissbildung ausübt, hat Pfeffer schon seit langer Zeit[1]) hervorgehoben, dass das Licht bei dem Regenerationsprocesse nur eine indirecte Rolle spiele, insofern die bei dem genannten Processe betheiligten Kohlenhydrate durch die photosynthetische CO_2-Assimilation gebildet werden. Borodin ist derselben Meinung[2]), während O. Müller[3]) und in der neueren Zeit Laurent, Marshal

---

1) W. Pfeffer, Die Wanderung der organischen Baustoffe u. s. w. Landw. Jahrb., Bd. 5, 1876, p. 95 f. — Ferner: „Ueber die Beziehung des Lichtes zur Regeneration von Eiweissstoffen aus Asparagin". Monatsber. d. Berl. Akad. 1873, p. 780 f. — „De l'influence de la lumière sur la régénération des Matières albuminoides u. s. w." Ann. d. sc. nat., V. Sér. Botanique, T. XIX, 1874.

2) J. Borodin, l. c.

3) O. Müller, l. c., p. 332, 333 u. 347.

und Carpiaux[1]) wie auch Godlewski[2]) behaupten, dass Proteinbildung nur bei directer Lichtwirkung möglich ist. Der letztgenannte Autor fand, dass bei verdunkelten Weizenkeimlingen Nitrate sich zwar in nicht proteinartige Verbindungen, nicht aber in Eiweiss umwandelten.

Indessen konnte Monteverde[3]) eine Asparaginanhäufung in verdunkelten Zweigen von *Syringa* durch Zufuhr von Zucker, und Kinoshita[4]) in etiolirten *Soja*-Keimlingen durch Zufuhr von Glycerin verhindern, und die Resultate vorliegender Arbeit, dass Eiweissbildung bei phanerogamen Pflanzen im tiefsten Dunkel vollzogen werden kann[5]), sind später mehrfach bestätigt worden, so von Zaleski, der Eiweissbildung im Dunkeln theils in Blättern von *Helianthus annuus*[6]), theils in Zwiebeln von *Allium Cepa*[7]) beobachtete, und von Suzuki[8]), der durch exact ausgeführte Experimente fand, dass auch Nitrate in Eiweiss bei völliger Dunkelheit umgewandelt werden können, wenn nur viel Zucker in den Zellen zugegen ist. Die Pfeffer'sche Anschauung, dass das Licht in der oben angedeuteten Weise nur eine indirecte Rolle spiele, scheint demnach jetzt als eine festgestellte Thatsache betrachtet werden zu müssen.

Die Absicht der vorliegenden Arbeit, die in den Jahren 1896 und 1897 an der landwirthschaftlichen Hochschule Norwegens ausgeführt wurde[9]), war mit möglichst normalen, phanerogamen

---

1) Laurent, Marshal et Carpiaux, Bull. de l'académie Royale de Belgique, III. Sér., T. XXXII, 1896.

2) E. Godlewski, Zur Kenntniss der Eiweissbildung aus Nitraten in der Pflanze. Sep.-Abdr. a. d. Anz. d. Akad. d. Wiss. in Krakau, März 1897.

3) Monteverde, Botan. Centralbl., Bd. 45, 1891.

4) Vergl. O. Loew, Chem. Centralbl. 1896, No. 16, p. 144 f.; übrigens auch Bull. of College of Agriculture, Tokio 1895, Bd. 2.

5) Vergl. B. Hansteen, Beiträge zur Kenntniss der Eiweissbildung und der Bedingungen der Realisirung dieses Processes im phanerogamen Pflanzenkörper. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch. 1896.

6) W. Zaleski, Zur Kenntniss der Eiweissbildung in den Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Botan. Gesellsch., Bd. XV, 1897. Vorl. Mittheilung.

7) W. Zaleski, Zur Keimung der Zwiebel von *Allium Cepa* und Eiweissbildung l. c., Bd. XVI, 1898. Vorl. Mittheilung.

8) W. Suzuki, On the Formation of Proteids and the Assimilation of Nitrates by Phanerogams in the Absence of Light. Bull. of the College Agriculture, Imperial University, Vol. III, No. 5. Tokio 1898.

9) Vergl. B. Hansteen, Om Aeggehvidesynthese i den grönne phanerogame Plante. Videnskabsselskabets Skrifter I, math.-naturv. Klasse, 1898, No. 3. Christiania.

Pflanzen als Objecten zu untersuchen, inwiefern 1. die Natur des augenblicklich zur Disposition stehenden Kohlenhydrates von entscheidender Bedeutung bei der Regeneration der Eiweissstoffe ist, und 2. ob eine solche, wie Eiweisssynthese überhaupt (auch durch anorganische N-Verbindungen und Kohlenhydrate), ohne directe Lichtwirkung zur Ausführung komme.

II. Methodisches.

Wie erwähnt verhinderte Kinoshita eine Anhäufung von Asparagin in verdunkelten *Soja*-Keimpflanzen, wenn Glycerin (oder Methylalkohol) diesen zugeführt wurde. Eine Umbildung von Asparagin (in Eiweiss) musste also im Dunkeln stattgefunden haben.

Bei der Kinoshita'schen Versuchsanstellung waren indessen die Wurzeln seiner Objecte einer relativ starken Lösung organischer Körper — 1 % Glycerin bezw. Methylalkohol — ausgesetzt. Die Resultate konnten deshalb a priori nicht als zuverlässige betrachtet werden; denn die für die Wurzeln abnormen Ernährungsverhältnisse in Verbindung mit den mannigfachen und schädlichen Bakterien- und Pilzwirkungen, die in einer geeigneten organischen Lösung unvermeidlich sind — selbst wenn diese häufig erneuert wird, wie es Kinoshita that — wenn sie nicht absolut steril während der ganzen Versuchszeit gehalten werden kann[1]), konnten leicht Störungen im normalen Stoffwechsel der Objecte und als eine directe Folge davon auch fehlerhafte Resultate hervorgerufen haben.

Um einen möglichst normalen Stoffwechsel in den benutzten Objecten während der Versuchszeit beibehalten zu können, wurden in vorliegender Arbeit theils solche Pflanzen als Objecte benutzt, deren Wurzeln mit dem Aufnehmen organischer Stoffe in relativ starker Lösung aus einem flüssigen Aussenmedium vertraut sind — in dieser Richtung ergab sich die kleine Wasserpflanze *Lemna minor* L. als ein sehr günstiges Object —, theils Landpflanzen, wie Keimlinge von *Vicia Faba* L. und *Ricinus communis* L.; hier wurden die angewandten organischen Lösungen aber nicht durch die Wurzeln aufgenommen, sondern in völlig steriler Weise durch einen für den Zweck besonders construirten Apparat, der an dem

1) In den Kulturen Kinoshita's kam auch mehrmals Bakterienentwickelung zum Vorschein.

Keimstengel befestigt wurde, direct zugeleitet, während die Wurzeln nur mit gelösten anorganischen Stoffen in Berührung kamen.

Aus folgenden Gründen zeigte sich *Lemna minor* als ein ausgezeichnetes Object:

1. Da sie in der Natur auf der Oberfläche kleinerer, stillstehender und deshalb gewöhnlich an verwesenden organischen Resten reicher Wassersammlungen vegetiren, sind sowohl ihre Wurzel- als Sprosssysteme der directen Aufnahme von organischen Stoffen von Aussen physiologisch angepasst. Der anatomische Bau ist sehr einfach und die wenig oder nicht cuticularisirten Hautgewebe gestatten eine ausgiebige und schnelle Wechselwirkung mit dem Aussenmedium.

2. Der durchsichtige Körper gestattet, dass das ganze Object als solches unter dem Mikroskope betrachtet werden kann, was in vielen Fällen von grosser Bedeutung ist; ihre Kleinheit erlaubt mehrere Exemplaren gleichzeitig in ein und demselben Reagensglase zu kultiviren, worin die benutzte organische Kulturlösung, ganz wie bei bakteriologischen Arbeiten, während der ganzen Versuchszeit völlig steril gehalten werden konnte.

3. Dazu ist sie eine grüne, phanerogame Pflanze.

Dass sowohl Amidstoffe als auch Kohlenhydrate direct von Aussen als solche in die grüne, phanerogame Pflanze aufgenommen und hier in den Stoffwechsel hineingezogen werden können, ist mehrmals nachgewiesen worden. So werden Asparagin, Leucin, Tyrosin, Glykokoll, Kreatin und Harnstoff ohne vorausgehende Spaltungen — vorausgesetzt, dass Bakterien und Pilzwirkungen von den Kulturlösungen fern gehalten werden — aufgenommen und als Stickstoffmaterial benutzt[1]); ferner werden unter derselben Voraussetzung von Kohlenhydraten Traubenzucker, Lävulose und Rohrzucker als solche aufgenommen und zur Bildung und Speicherung von Reservestärke — sofern die augenblickliche Oekonomie der Pflanze resp. der Zelle dies gestattet — benutzt[2]).

---

1) Vergl.: Bente, Journal f. Landw. 1874. — Baessler, Landw. Versuchsstationen, Bd. XXXIII. — Wolff u. Knop, Chem. Centralbl. 1866. — Wolff, Landw. Versuchsstationen, Bd. X. — P. Wagner, l. c., Bd. XI, XIII u. XXII. — Hampe, l. c., Bd. VII, VIII, IX, X u. XI.

2) Vergl.: Boehm, Botan. Zeitung 1883. — Meyer, l. c. 1885 u. 1886. — Laurent, Sur la Formation d'Amidon dans les plantes. Bruxelles 1888.

Eine directe Zufuhr von Aussen von den bei der Eiweissbildung
tigen Amidstoffen und Kohlenhydraten liess sich also realisiren,
l da man durch eine solche mit bekannten Factoren in dem
her ausgehungerten Objecte arbeiten konnte, kam diese Methode
Anwendung. Entweder wurde, wie in den Kinoshita'schen
rsuchen, nur das Kohlenhydrat zugeleitet, während das Object
ost das Amid bildete (cfr. die Injectionsversuche XLIX—LI
l.), oder beide an der Eiweisssynthese theilnehmenden Factoren,
rohl Amid (oder ein anderer, N-haltiger Körper) als auch Kohlen-
lrat, wurden zugeführt, und dann entweder gleichzeitig (cfr. die Ver-
he I—XLV incl. und LII—LVI incl.) oder fractionirter Weise
esmal nur ein Factor (cfr. die Versuche XLVI—XLVIII incl.).
Es wurde untersucht, wie Trauben- und Rohrzucker sich
sparagin, Glutamin, Glykokoll, Harnstoff, Leucin, Ala-
n und Kreatin[1]), ferner Kalium- und Natriumnitrat wie
ch Chlor- und schwefelsaurem Ammonium gegenüber verhält.
einzelnen Versuchen wurde das Verhalten der Glykose zu
sparagin, Harnstoff und den genannten anorganischen
-Verbindungen geprüft (cfr. die Versuche XLVI—XLVIII incl.).
Sämmtliche Stoffe kamen nur in möglichst chemisch reinem
ıstande zur Anwendung. Die benutzten anorganischen N-Ver-
ndungen wurden vor dem Gebrauch mehrmals umkrystallisirt. Der
'aubenzucker stammte von E. Merck, der Rohrzucker in wasserhellen
einen Krystallen von Schuchardt. Von den genannten organischen
-Verbindungen stellten die Herren Professoren Hjortdahl, Torup
ıd E. Schulze (Zürich) ausgezeichnet schöne und reine Präpa-
ıte zu meiner Disposition; für diese Liebenswürdigkeit ist es mir
ier eine angenehme Pflicht meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

1. Specielle Methoden.

a) Versuche mit *Lemna minor* L.

Als Kulturmedium wurde Leitungswasser benutzt, das ausser-
gewöhnlich reich an den für eine normale Ernährung nothwendigen
anorganischen Salzen war. In diesem Wasser wurden die Körper

[1]) Freilich kamen in einzelnen Versuchen mit *Lemna minor* auch Asparagin-
säure, Hippursäure und Tyrosin zur Anwendung; da aber alle diese selbst in
sehr schwachen Lösungen einen nachtheiligen Einfluss auf die Objecte auszuüben
schienen, sollen die Resultate dieser Versuche nicht in Betracht genommen werden.

gelöst, deren Mitwirkung bei der Eiweissregeneration resp. -Synthese untersucht werden sollte. Gewöhnlich war die procentische Menge des N-haltigen Körpers in der Lösung eine absolut oder relativ steigende im Verhältniss zu der enthaltenen Menge des Kohlenhydrates.

Zur Aufnahme von dem Kulturmedium dienten 10 cm hohe und 3 cm breite Reagensrohre. Damit jedem Versuchsobjecte dasselbe Quantum Lösung zur Disposition stehen konnte, kamen in jedes Kulturrohr 20 ccm Lösung und eine bestimmte Anzahl Objecte, gewöhnlich 10—15. Da das Entwickelungsstadium der Objecte eventuell irgend einen Einfluss auf die Resultate ausüben könnte, wurde darauf Gewicht gelegt, dass die benutzten Objecte alle möglichst gleich stark entwickelt waren, und, da ältere *Lemna*-Wurzeln gern reichlich mit Bakterien- und Pilzhyphen bedeckt sind, dass die Wurzellänge der Objecte nicht 3—5 mm überstieg. Das Aussetzen der einzelnen Kulturen geschah auf folgende Weise: Nach dem Einfüllen der resp. Lösungen in die Kulturgläser wurden diese mit Wattepfropfen geschlossen und auf gewöhnliche Weise in einem Koch'schen Dampfsterilisator sterilisirt. Hatte so die enthaltene Lösung wieder normale Temperatur angenommen, wurden die Objecte, die unmittelbar voraus gründlich und wiederholt mit destillirtem und sterilisirtem Wasser abgespült und eventuell durch einen 4—6 tägigen Aufenthalt im Dunkeln stärkefrei geworden waren, möglichst bald und vorsichtig durch Hilfe einer sterilisirten Pincette in die Lösung hineingebracht, und das Rohr schnell wieder mit dem Wattepfropfen geschlossen. Nach einiger Uebung gelang es auf diese Weise die Kulturen so steril auszusetzen, dass die benutzten organischen Lösungen selbst nach dem Verlaufe mehrerer Wochen ebenso klar und rein waren, als da sie ausgesetzt wurden[1]).

Die jetzt fertigen Kulturen wurden dann auf den Boden eines aus Eisenblech verfertigten wasserdichten Gefässes, das, um eine Concentrationsänderung in den Kulturlösungen zu vermeiden, mit einer Glasglocke überstülpt und auf dem Boden mit einer 1 cm hohen Wasserschicht versehen wurde, gestellt. Da der Durch-

1) Selbstverständlich kamen freilich solche Fälle vor, in denen die Kulturflüssigkeit Bakterien- und Pilzentwickelung zeigte, aber selbst bei der geringsten Andeutung in dieser Richtung wurde die betreffende Kultur aus der Versuchsreihe ausgeschlossen; dies war auch der Fall, wenn die Kulturflüssigkeit nach beendetem Versuche eine verdachtige Ammoniakbildung — durch das Nessler'sche Reagens nachgewiesen — zu erkennen gab.

r der Glocke, deren Innenwände stetig feucht gehalten
n, und die auf drei am oberen Rande des Gefässes be-
en Haken ruhte, 1 cm grösser war als derjenige des Ge-
; war auf diese Weise für die nothwendige Zufuhr von Sauer-
u den Kulturen gesorgt. An einem zwischen den Kulturen in
Gefässe angebrachten Thermometer wurde die Temperatur mit
össten Genauigkeit 3—6 Male während des Tages abgelesen.
Endlich wurde, um eine häufige mechanische Bewegung von
Molekülen der in den Kulturflüssigkeiten gelösten Körper
dadurch auch eine gesteigerte Aufnahme von diesen in die
eln und Sprosssysteme der Objecte hervorzurufen, das Gefäss
inen nicht zitterfreien Tisch angebracht; durch ein über-
ptes Dunkelkästchen wurden sämmtliche *Lemna*-Kulturen der
rniss ausgesetzt.

b) Versuche mit *Vicia Faba* L. und *Ricinus communis* L.

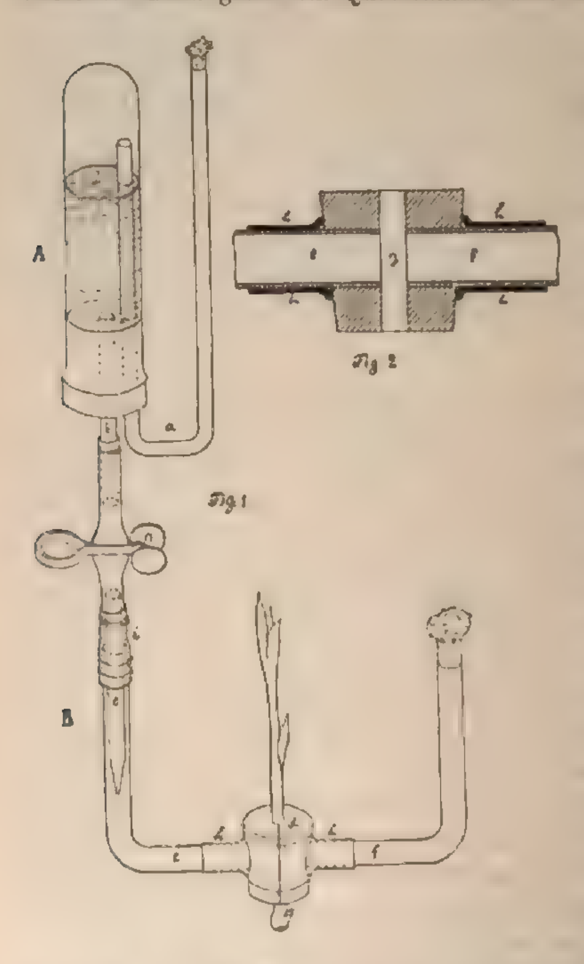
Diese Versuche können im Folgenden als Injectionsversuche
ihnet werden, da hier, wie erwähnt, die bei dem Regene-
sprocesse thätigen Factoren durch einen besonders für diesen
k construirten Apparat direct den Achsenorganen der Objecte
itet wurden, während die Wurzeln nur mit den für die Er-
ng nothwendigen anorganischen Salzen in wässeriger Lösung
rührung kamen.

Umstehende Figur stellt den betreffenden Apparat, der aus
Haupttheilen, einem oberen, *A*, und einem unteren, *B*, zu-
engesetzt ist, dar.

Der obere Theil, *A*, Fig. 1, wird von einem 10 cm hohen und
breiten Reagensglase und dem in der Oeffnung dieses Glases
den Kautschukstöpsel gebildet. In diesem letzteren sitzen
kaum ½ cm weite Glasrohre, das eine, *a*, gegen die Peri-
des Stöpsels, das andere, *b*, durch seine Mitte. Das eine
des Rohres *a* reicht 5—6 cm in dem Reagensglase hinauf,
ndere aufwärts gebogene Ende fällt dagegen ausserhalb dieses.
ine Oeffnung des Rohres *b* liegt im Niveau mit der oberen
e des Stöpsels, die andere Oeffnung dagegen liegt 5 cm
halb der unteren Fläche. Durch ein Stückchen Kautschuk-
ige[1]) ist dieses Rohr mit einem anderen, *c*, verbunden, das

1) Das benutzte Kautschukmaterial, sowohl Stöpsel als Röhren, wurde vor dem
the längere Zeit mit heissem, destillirtem Wasser behandelt.

von derselben Weite ist, aber 10 cm lang und in dem unteren Ende zu einer 1 mm feinen Oeffnung ausgezogen ist. Beide Rohre sind etwa 4 cm von einander entfernt, und in dem Zwischenraume zwischen ihnen greift ein Quetschhahn über die Kautschukschlange.



Der untere Theil, *B*, wird von dem Kautschukstöpsel, *d*, dessen obere Fläche 2 cm im Durchmesser ist, gebildet. Eine verticale und centrale Durchbohrung in diesem, *g*, Fig. 2, dient zur Aufnahme von dem Stengel des Objectes und hat deshalb eine Weite, die sich nach der Dicke des Stengels richtet [1]). In einer horizontalen Durchbohrung sind zwei rechtwinkelig gebogene, 0,8 cm weite Glasrohre, *e* und *f*, Fig. 1 u. 2, befestigt, deren aufwärts gerichtete Schenkel 8 cm lang sind, während die horizontalen kurz und so weit in den Stöpsel hineingeführt sind, dass ihre Oeffnungen eben die verticale Durchbohrung erreichen (siehe Fig. 2). Um die Verbindung mit dem Stöpsel stärker und dichter zu machen, wurde jeder horizontale Schenkel mit einem dicht an den Stöpsel schliessenden Stückchen Kautschukrohr überzogen, *h*, Fig. 1 und 2.

1) Die Weite dieser Durchbohrung war selbstverständlich nicht so klein, dass dadurch ein grösserer mechanischer Druck auf den eingeschalteten Stengel ausgeübt wurde.

Mittelst des Kautschukrohres *i*, Fig. 1, wurde der Theil *A* mit dem Theile *B* derart verbunden, dass das Rohr *c* in dem verticalen Schenkel des Rohres *e* oder *f* stak, und der Apparat war damit zur Aufnahme der Injectionsflüssigkeit, d. h. einer Lösung von Kohlenhydrat und Amid oder von Kohlenhydrat oder destillirtem Wasser allein, fertig. Als Lösungsmittel für die benutzten Amide resp. Amidosäuren und Kohlenhydrate wurde destillirtes Wasser benutzt, und die in der Lösung enthaltene Menge von Amid resp. Amidosäure war entweder eine constante oder eine absolut steigende im Verhältniss zu der enthaltenen Menge von Kohlenhydrat. Nachdem 20 ccm dieser Lösung in das weite Reagensglas des Theiles *A* hineingefüllt worden war, wurde der Stöpsel *d* sorgfältig mit einem leinenen Tuche umbunden, die äusseren Oeffnungen der Röhre *a* und *f* mit Wattepfropfen geschlossen und der ganze Apparat, nachdem der Quetschhahn geöffnet war, invers in den Dampfsterilisator aufgehängt. Nach vollendeter Sterilisirung wurde wieder der Quetschhahn geschlossen, der Apparat abgekühlt und auf ein Stativ in die auf Fig. 1 bezeichnete Stellung angebracht. Das Versuchsobject konnte jetzt eingeschaltet werden.

Als Objecte kamen etiolirte Keimpflanzen von *Vicia Faba* L. und *Ricinus communis* L. zur Anwendung. Diese entwickelten sich und vegetirten während der ganzen Versuchszeit in Wasserkulturen, die die Knop'sche Nährlösung enthielten. Hatte der Keimstengel 2—3 cm Länge erreicht, wurden die Kotyledonen resp. das Endosperm entfernt, was in Verbindung damit, dass die Keimpflanzen einer ununterbrochenen Finsterniss und einer Temperatur von 18—23° C. ausgesetzt waren, zur Folge hatte, dass die Pflanzen nach 6—8 Tagen an organischen Nährstoffen ausgehungert waren[1]). In diesem Zustande wurden die kräftigsten und möglichst gleichartig entwickelten Exemplare ausgewählt und folgender Behandlung unterworfen. Nachdem der Stengel an seinem untersten Theile mit einem (nicht drückenden aber dichtschliessenden) ca. 1 cm breiten Kautschukbande umbunden worden war, wurde er sorgfältig mit einer sterilisirten Bürste gebürstet und mit grossen Mengen

1) Bei der im Dunkeln sich fortsetzenden Eiweisszerspaltung bilden sich bei *Vicia Faba*-Keimlingen grosse Mengen Asparagin; dies ist nicht der Fall bei etiolirten Keimpflanzen von *Ricinus communis*, wo Asparagin überhaupt schwer oder nicht mikrochemisch nachweisbar ist. Wenn daher bei *Vicia Faba* das Verhalten des Asparagins zu den benutzten Zuckerarten geprüft werden sollte, wurden nur diese zugeführt.

Wasser abgespült; dann, nachdem in einer Höhe von dem oberen Rande des Kautschukbandes gleich dem Abstande zwischen der unteren Fläche des Stöpsels *d* und den Oeffnungen der Röhre *e* und *f* an zwei diametral gegenüber liegenden Stellen ein ca. 30 mm grosses Epidermisstück mittelst eines scharfen und sterilisirten Messers und während fortwährender Ueberspülung mit destillirtem Wasser — um das Eindringen von Bakterien und Luft in die blossgelegten Gewebe zu verhindern — entfernt worden war, baldigst möglich durch eine Spalte in die centrale, längsgehende Durchbohrung des Stöpsels *d*, dessen Umbindung mit leinenem Tuche unmittelbar vorher entfernt worden war, derart eingeführt, dass der obere Rand des Kautschukbandes eben die untere Fläche des Stöpsels berührte; dadurch kamen in diesem, wie nach dem oben Erwähnten einzusehen ist, die ihrer Epidermis beraubten Stengelpartien direct ausserhalb der Mündungen der Röhre *e* und *f*. Schnell wurde so die erwähnte Spalte durch Umbinden des Stöpsels mit einem starken Faden geschlossen, die Stöpseloberfläche mit nicht zu heissem Paraffin überstrichen, das Object mit seinen Wurzeln in die erwähnte Wasserkultur hineingesetzt und durch Oeffnen des Quetschhahnes die in dem Reagensglase des Theiles *A* enthaltene Lösung in die horizontalen Schenkel der Röhre *e* und *f* heruntergeleitet, wo sie in directe Berührung mit den in dem Stöpsel eingeschlossenen epidermislosen Stengelpartien kam [1]).

Die Construction des Apparates führte mit sich, dass die benutzte organische Lösung — die Injectionsflüssigkeit — in völlig sterilem Zustande den Achsenorganen des Objectes zugeleitet werden konnte, und da die erwähnten Manipulationen mit ein wenig Hilfe und nach einiger Zeit Uebung schnell und sicher sich ausführen liessen, gelang es auf diese Weise zuletzt Kulturen auszusetzen, die sich durch lange Zeiten völlig steril hielten.

Verrieth die Injectionsflüssigkeit bei der Abschliessung des Versuches das Vorhandensein von Bakterien, Pilzen oder Ammoniakbildung (nachgewiesen durch das Nessler'sche Reagens),

1) Durch die freigelegten Rindengewebe wurde die Injectionsflüssigkeit so schn[illegible] aufgenommen, dass schon nach 24 Stunden der darin enthaltene Amidstoff und [illegible] Kohlenhydrat als solche in relativ weit von der Injectionsstelle entfernten Steng[illegible] theilen nachgewiesen werden konnten. Da indessen die Aufnahme leicht dadurch [illegible] hemmt werden konnte, dass sich um die freigelegten Gewebe durch deren Athm[illegible] Gasblasen bildeten und anhäuften, wurde darauf Gewicht gelegt, dass diese imm[illegible] entfernt wurden.

wurde die betreffende Kultur als werthlos betrachtet. Nur die Resultate solcher Kulturen, in welchen die Objecte während der ganzen Versuchszeit einen nicht krankhaften Zustand zu erkennen gaben, und wo die Injectionsflüssigkeit steril und unverändert verblieb, wurden als zuverlässige betrachtet, und nur diese sollen deshalb hier erwähnt werden.

Gewöhnlich wurden jedesmal 6—7 Kulturen angesetzt; davon fungirten gewöhnlich die 3—4 als Controlkulturen, und den Objecten dieser wurden entweder nur das Kohlenhydrat, oder nur das Amid resp. die Amidosäure, oder nur reines, destillirtes Wasser, oder endlich nichts zugeführt. In diesem letzten Falle wurde doch der Stengel, wie bei den Versuchsobjecten, am Grunde mit dem erwähnten Kautschukbande umbunden; würde nämlich der Druck dieses Bandes irgend einen Einfluss auf den Stoffwechsel des Objectes ausüben, was übrigens a priori nicht denkbar war und sich auch während keines Versuches zu erkennen gab, musste diese Wirkung auch bei mindestens einem Controlobjecte ohne Injection repräsentirt sein.

Die Kulturen in sämmtlichen Versuchen wurden auch hier einer ununterbrochenen Finsterniss ausgesetzt und auch hier wurde die Temperatur 5—6 Male während des Tages an einem zwischen den Kulturen angebrachten Thermometer abgelesen.

2. Reagentien.

Bei der Abschliessung jedes Versuches wurde die in den Objecten enthaltene relative Menge von Stärke, Zucker und Amid- und Eiweissstoffen untersucht; ferner, inwiefern die zugeleiteten, bei der Eiweisssynthese thätigen Factoren als solche ohne vorausgehende Zersetzungen aufgenommen worden waren oder nicht.

Da es in den angestellten Versuchen nicht so viel darum zu thun war, ein absolutes, wie ein relatives Maass für die Mengen zu finden, die von den eben erwähnten Stoffen in den Objecten aus den verschiedenen Kulturen nach beendigter Versuchszeit enthalten waren, war es vorläufig genügend, sich des mikrochemischen Nachweises zu bedienen.

Die Stärke wurde durch die Sachs'sche Jodprobe und die Eiweissstoffe durch Jodjodkalium und das Millon'sche Reagens[1]) nachgewiesen. Zum Nachweis der enthaltenen, relativen

1) Dies Reagens wurde nur frisch bereitet benutzt

Mengen von Zucker und von dessen chemischer Natur zeigte sich der vorsichtige Gebrauch der Fehling'schen Lösung als vollständig zuverlässig. Zum Nachweis von Asparagin, Glutamin und Leucin wurden die Objecte bezw. 3—4 Zellschichten dicke Schnitte von diesen mit absolutem Alkohol in einigen Minuten behandelt. Dann wurde dieser dem Präparate nur einmal zugefügt und erst nach der Verdampfung des Alkohols wurden die eventuellen Auskrystallisirungen untersucht. War die Natur dieser eine zweifelhafte, wurde die Borodin'sche Probe als Controle angestellt. Inwiefern in den verschiedenen Fällen Harnstoff, Glykokoll, Alanin, Kreatin wie auch Asparagin und Leucin — wenn der directe Nachweis dieser Körper auf michrochemischem Wege aus verschiedenen Gründen nicht gelang — als solche in die Objecte aufgenommen worden waren, wurde mit gutem Erfolge durch Anwendung der plasmolytischen Methode und des Nessler'schen Reagens geprüft.

Endlich wird hier ein für alle Mal darauf aufmerksam gemacht, 1. dass der Unterschied in der Stärke, womit die Reactionen in den einzelnen Fällen hervortraten, ein grosser und leicht auffälliger sein musste, ob daraus ein Schluss gezogen werden sollte, 2. dass eine Reaction bei mehreren Objecten, bezw. Schnitten von diesen, aus einer und derselben Kultur mit derselben Stärke eintreten musste, wenn sie nicht als zufällig und daher als bedeutungslos betrachtet werden sollte, 3. dass die Objecte, bezw. Schnitte von diesen, aus den verschiedenen Kulturen während derselben Zeit und unter gleichen äusseren Bedingungen dem Einflusse des benutzten Reagens ausgesetzt wurden, 4. dass sie unmittelbar vor der Anwendung der genannten Reagentien sorgfältig mit destillirtem Wasser abgespült waren, und endlich 5. dass in den Versuchen mit *Vicia Faba* und *Ricinus communis* nur die Stengel der Objecte der mikrochemischen Analyse unterworfen wurden.

III. Regenerationsverhältnisse resp. Eiweisssynthese bei *Lemna minor* L.

Strömt in eine lebensthätige, normal functionirende Zelle mehr Zucker hinein, als nothwendig ist, um das augenblickliche Bedürfniss zu befriedigen, wird, wie bekannt, dieser Zuckerüberschuss gewöhnlich als in der Zelle inactive Stärke deponirt. Setzt aber

elle ihre Lebensthätigkeit fort, d. h. wenn nicht ein Ruhestadium itt, wird diese Stärke aber — wenn in der Zelle sich Mangel tickstofffreiem Material geltend macht — wieder in Zucker wandelt, der sofort verbraucht wird. Und je energischer er Verbrauch ist, desto schneller verschwindet auch ler die Stärke[1]).

Ist dagegen der augenblickliche Verbrauch von den in die aufgenommenen Zuckermengen ebenso gross oder grösser als , wird kein Zuckerüberschuss entstehen und daher sich auch Stärke bilden können — jedenfalls desto weniger, je ser der Verbrauch von Zucker zu anderen Zwecken ist.

Auf diese Verhältnisse wurden die *Lemna*-Versuche basirt, zwar so: Werden *Lemna*-Pflanzen, die durch einen 4—6tägigen nthalt in ununterbrochener Finsterniss stärkefrei geworden sind, ine 1—2proc. Trauben- oder Rohrzuckerlösung übergeführt, ird bei einer Temperatur von ca. 15—20° C. Zucker so massen- aufgenommen, dass die Menge davon bald viel grösser wird nothwendig ist, um das augenblickliche Bedürfniss zu be- gen. Von diesem Zuckerüberschusse werden demnach schon aufe von 24—48 Stunden sowohl in Spross- als in Wurzel- so reichliche Stärkemengen gespeichert, dass die ganze ze durch Behandlung mit einer alkoholischen Jodlösung sich tiefblau färbt. Und während derselben Zeit nimmt die *Lemna*-ze in einer z. B. 1proc. Asparaginlösung so viel Asparagin[2]) ch auf, dass das Vorhandensein dieses Amides in den Zellen eicht nachweisbares wird[3]).

Liegt nun indessen die Sache so, dass, wenn z. B. Asparagin Traubenzucker in einer Zelle aneinander stossen, ein Zu- engreifen dieser Körper unter Bildung von Eiweissstoffen statt- t, dann muss in einer Kultur, wo Asparagin gleichzeitig mit benzucker in die Zellen aufgenommen wird, nur wenig oder keine Stärke gebildet werden können, indem hier der Trauben- er in grossen Massen zu anderen Zwecken verbraucht wird als Stärkebildung, so wie dies in reinen Traubenzuckerkulturen hieht. Auf der anderen Seite aber müssen Pflanzen aus jener

---

1) Dem Berthollet'schen Principe der Massenwirkung zufolge.

2) Dasselbe gilt auch mit Bezug auf die übrigen in den Versuchen benutzten resp. Amidosäuren.

3) Auf mikrochemischem oder plasmolytischem Wege (cfr. p. 439 f. und 442 f.).

Kultur im Gegensatz zu Pflanzen, die nur mit Traubenzucker gefüttert werden, auch eine reichliche Eiweissbildung zu erkennen geben.

Oder, wenn stärkereiche *Lemna*-Pflanzen in reines Wasser übergeführt und dann in's Dunkle hineingesetzt werden, so dass sie durch eigene assimilatorische Thätigkeit nicht neue Stärkemengen bilden können, so müssen die Pflanzen, um die Ernährungsbedürfnisse zu befriedigen, bald die in den Zellen deponirte Stärke anzugreifen anfangen. Diese wird dann in direct reducirenden Zucker umgewandelt. Da indessen dem Berthollet'schen Principe der Massenwirkung zufolge, das sich auch in dem physiologischen Stoffumsatz geltend macht[1]), der schnellere Verbrauch des gebildeten Umwandlungsproductes auch von einem in einer gegebenen Zeit grösseren Stärkeverlust begleitet ist, hatte man auf diese Weise die Mittel in den Händen, ein Maass für die relative Kraft und Geschwindigkeit zu finden, womit die *Lemna*-Pflanze aus Amidstoffen oder anderen N-haltigen Verbindungen und direct reducirendem Zucker im Dunkeln Eiweiss zu bilden vermögen.

Dem Erwähnten gemäss wurden die Versuche mit *Lemna minor* L. derart angestellt, dass theils — Versuchsabtheilung *A* — die Aufnahme von den an der Eiweisssynthese theilnehmenden Factoren gleichzeitig stattfand, theils dass — Versuchsabtheilung *B* — jedesmal nur ein Factor aufgenommen wurde.

Nach Beendigung eines jeden Versuches wurde zuerst controlirt, ob eine Aufnahme von den zur Disposition gestellten Factoren wirklich stattgefunden hatte oder nicht, und ob die Factoren in die Objecte auch als solche gelangt waren. War es unmöglich, mikrochemisch die gleichzeitige Aufnahme von Kohlenhydrat und Amid oder das Vorhandensein des Amides als solchen in den Zellen zu constatiren, ob nun dies auf dem Mangel an geeigneten Reagentien, oder auf besonderen Verhältnissen in den Zellen, oder endlich darauf, dass die in den Zellen augenblicklich gegenwärtigen Kohlenhydrat- und Amidmengen so klein waren, dass sie sich der mikrochemischen Nachweisung entzogen, beruhte,

1) Vergl.: W. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen, 1877, p. 163. Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen, Bd. II, 1886, p. 293. — B. Hansteen, Ueber die Ursachen der Entleerung der Reservestoffe aus Samen. Flora 1894, Ergänzungsband, p. 425.

nte dies leicht aufgeklärt werden durch die gleichzeitige Andung der plasmolytischen Methode und des Nessler'schen gens.

Selbstverständlich mussten die plasmolytischen Versuche kritisch mit grosser Sorgfalt ausgeführt werden, wenn sich daraus hinhend zuverlässige Resultate ergeben sollten. Deshalb wurden fältig aus den betreffenden Kulturen unbeschädigte und mögst gleichartig entwickelte Objecte ausgewählt, mit destillirtem sser vorsichtig — um Beschädigungen von Spross- und Wurzeln zu verhüten — abgespült und dann in einer Anzahl von 5 Exemplaren in kleine mit mattgeschliffenen Glasplatten bete Krystallisirschälchen vertheilt. Diese enthielten die plasysirenden Salpeterlösungen, die mit einer Concentrationsdiffe= 0,05 Aeq. KNO_3 und von mehrmals umkrystallisirtem KNO_3 estellt waren. Ferner wurden Control- und Versuchsobjecte gleich e und unter denselben äusseren Bedingungen (Temperatur, Licht) der Lösung behandelt und nur die eben eintretende Contion des Protoplasmas in sämmtlichen Zellen des untersuchten ebes (bei mindestens 2—3 Objecten gleichzeitig) galt als Maass ir, dass die Lösungen innerhalb und ausserhalb der Zellen isoch waren. Endlich wurde das Resultat nur dann als ein positives achtet, wenn die Differenz zwischen den osmotischen Druckhöhen len Zellen bei Control- und Versuchsobjecten eine hinreichend se war.

Versuchsabtheilung A.

Aufnahme von beiden bei der Eiweisssynthese thätigen Factoren fand gleichzeitig statt.

a) Asparagin - Traubenzucker.

Versuch I. 18.—19./7. 1896.

Kultur 1. Leitungswasser allein — Controlkultur
„ 2. 1,95 % Traubenzucker „
„ 3. 0,25 % Asparagin „
„ 4. „ „ + 1,95 % Traubenzucker

Versuchszeit: 24 Stunden. Temperarur: 23,4—24,8° C.

Resultate.

Stärke. Reichliche Stärkebildung war in sämmtlichen sowohl oss- als Wurzelzellen bei Objecten aus der Controlkultur 2 ein-

getreten. Dagegen waren Objecte aus den Controlkulturen 1 und 3 völlig stärkefrei geblieben und bei Objecten aus Kultur 4 waren nur kleine Spuren von Stärke in den Seitensprossen gebildet, während Hauptsprosse und Wurzeln keine Stärkereaction gaben.

Zucker. Starke und directe Reduction trat sowohl in Spross- als Wurzelzellen bei Objecten aus der Controlkultur 2 ein; deutlich schwächer war sie bei Objecten aus Kultur 4 und bei Objecten aus den Controlkulturen 1 und 3 gaben sich nicht einmal Spuren von Reduction zu erkennen.

Asparagin. Reichliche Asparaginreaction in den Parenchymzellen der Sprossen bei Objecten aus der Controlkultur 3; dagegen war keine Spur von Asparagin in den Zellen bei Objecten aus den Kulturen 1, 2 und 4 zu sehen.

Eiweiss. Die Reactionen waren viel stärker hervortretend bei Objecten aus der Asparagin-Traubenzucker-Kultur 4 als bei Objecten aus den Kulturen 1 und 3.

Die Kulturflüssigkeit aus den Asparaginkulturen 3 und 4 gab keine NH_3-Reaction.

α) Versuche mit einer constanten Zuckermenge steigenden Asparaginmengen gegenüber.

Versuch II. 5.—6. 8. 1896.

Kultur	1.	Leitungswasser allein — Controlkultur				
„	2.	1,95 % Traubenzucker				„
„	3.	1,0 % Asparagin				„
„	4.	0,005 %	„	+	1,95 %	Traubenzucker
„	5.	0,05 %	„	+	„	„
„	6.	0,5 %	„	+	„	„
„	7.	1,0 %	„	+	„	„

Versuchszeit: 25½ Stunden. Temperatur: 17,2—18,0° C.

Resultate.

Stärke. Reichliche Stärkebildung in Wurzeln und Sprossen bei Objecten aus den Kulturen 2 und 4. Mit der steigenden Asparaginmenge in der Kulturflüssigkeit nahm aber die Menge gebildeter Stärke derart ab, dass bei Objecten aus Kultur 5 weniger Stärke war als bei Objecten aus den Kulturen 2 und 4, bei Objecten aus Kultur 6 noch weniger als bei Objecten aus Kultur 5.

endlich war die gebildete Stärkemenge bei Objecten aus
r 7 eine minimale, indem Stärke hier nur spurenweise in den
sprossen auftrat, dagegen gar nicht in Hauptsprossen und
ıln. Bei Objecten aus den Controlkulturen 1 und 3 fand
ar keine Spur von Stärke.

ucker. Directe und intensive Reduction trat in Spross- und
elzellen bei Objecten aus den Kulturen 2 und 4 ein. Mit
teigenden Asparaginmengen in den Kulturflüssigkeiten nahm
auch hier — wie mit Bezug auf die Stärke — die Menge
em in den Zellen augenblicklich disponiblen Zucker derart
lass sich nur Spuren von Reduction bei Objecten aus den
ren 6 und 7 zu erkennen gaben.

Bei Objecten aus den Controlkulturen 1 und 3 gab sich keine
tion zu erkennen.

Asparagin. Die Sprosszellen bei Objecten aus den Kulturen 3,
l 7 gaben Asparaginreaction; eine solche trat aber gar nicht
bjecten aus den übrigen Kulturen ein.

Eiweiss. Die Reactionen waren in auffälliger Weise desto
iver, je grösser die in der Kulturflüssigkeit enthaltene As-
inmenge war. Am stärksten waren die Reactionen demnach
bjecten aus Kultur 7, deutlich schwächer bei Objecten aus
Kulturen 5 und 6. Die Controlobjecte 1 und 3 gaben dagegen
hervortretenden Reactionen.

Die Kulturflüssigkeit aus sämmtlichen Asparaginkulturen gab
NH_3-Reaction, und bei Objecten aus Kultur 7 herrschte ein
rüberschuss, der 0,10 Aeq. KNO_3 gleich kam.

Versuch III. 10.—12./8. 1896.

Kultur	1.	Leitungswasser allein		— Controlkultur
„	2.	1,0 % Traubenzucker		„
„	3.	1,0 % Asparagin		„
„	4.	0,05 % „	+ 1,0 % Traubenzucker	
„	5.	0,5 % „	+ „ „	
„	6.	1,0 % „	+ „ „	

Versuchszeit: 40 Stunden. Temperatur: 18,6—20,0° C.

Versuch IV. 13.—15./8. 1896.

Kultur	1.	Leitungswasser allein	— Controlkultur
„	2.	1,0 % Traubenzucker	„
„	3.	1,0 % Asparagin	„

Kultur 4.	0,005 %	„	+ 1,0 % Traubenzucker	
„ 5.	0,05 %	„	+ „	„
„ 6.	0,5 %	„	+ „	„
„ 7.	1,0 %	„	+ „	„

Versuchszeit: 48 Stunden. Temperatur: 18,2—20,0° C.

Die Resultate dieser beiden Versuche fielen in genauer Uebereinstimmung mit einander und mit denen des Versuches II aus: Mit den steigenden Asparaginmengen in den Kulturflüssigkeiten nahm der Reichthum an Stärke und Zucker in den Zellen stark ab, während derjenige an Eiweiss ein grösserer wurde.

β) Versuche mit steigenden Zuckermengen einer constanten Asparaginmenge gegenüber.

Versuch V. 11.—13./8. 1896.

Kultur 1.	Leitungswasser allein			— Controlkultur
„ 2.	1,0 % Traubenzucker			„
„ 3.	2,0 %	„		„
„ 4.	3,0 %	„		„
„ 5.	4,0 %	„		„
„ 6.	1,0 % Asparagin			„
„ 7.	„	„	+ 1,0 % Traubenzucker	
„ 8.	„	„	+ 2,0 %	„
„ 9.	„	„	+ 3,0 %	„
„ 10.	„	„	+ 4,0 %	„

Versuchszeit: 35 Stunden. Temperatur: 18,4—19,7° C.

Resultate.

Kultur 10 wurde aus der Reihe ausgeschaltet, da sich hier Bakterien- und Pilzentwickelung zu erkennen gab.

Stärke. Keine Stärkereaction bei Objecten aus den Controlkulturen 1 und 6; dagegen gaben Objecte aus den Controlkulturen 2, 3, 4 und 5 eine aussergewöhnlich starke solche. Viel weniger Stärke war bei Objecten aus den Kulturen 8 und 9 gebildet und bei Objecten aus Kultur 7, wo die in der Kulturflüssigkeit enthaltenen Asparagin- und Traubenzuckermengen gleich gross waren, fanden sich nur kaum merkbare Spuren von Stärke (in den Seitensprossen).

Zucker. Stark und direct war die Reduction bei Objecten ıs den Controlkulturen 2—5 incl.; erheblich schwächer war sie ıer bei Objecten aus den Kulturen 8 und 9, und bei Objecten ıs Kultur 7 trat sie nur als Spuren ein. Die Objecte aus den ontrolkulturen 1 und 6 zeigten sich zuckerfrei.

Asparagin. Starke Reaction bei Objecten aus den Kulturen 6 ıd 7; dagegen konnten nicht einmal Spuren von Asparagin bei bjecten aus den übrigen Kulturen nachgewiesen werden.

Eiweiss. Die Reactionen stark hervortretend bei Objecten ıs den Kulturen 7, 8 und 9. Bei Objecten aus den Control- ulturen 1 und 6 waren sie dagegen schwach und undeutlich.

Die Kulturflüssigkeit aus den Asparagin-Traubenzuckerkulturen aben keine Spur von NH_3-Reaction und in Spross- und Wurzel- ellen bei Objecten aus diesen Kulturen war ein Turgorüberschuss orhanden.

Versuch VI. 12.—14./8. 1896. Versuch VII. 13.—15./8. 1896.

Kultur				
Kultur	1.	Leitungswasser allein		— Controlkultur
„	2.	1,0 % Traubenzucker		„
„	3.	2,0 % „		„
„	4.	3,0 % „		„
„	5.	1,0 % Asparagin		„
„	6.	2,0 % „		„
„	7.	2,0 % „	+ 2,0 % Traubenzucker	
„	8.	1,0 % „	+ 1,0 % „	
„	9.	1,0 % „	+ 3,0 % „	

Versuch VI dauerte 48 Stunden, Versuch VII 45 Stunden.

Temperatur: 18,2—20,0° C.

Die Resultate dieser beiden Versuche, die als Parallelversuche u dem Versuche V angestellt wurden, stimmten nicht allein mit inander, sondern auch mit den Resultaten des genannten Versuches ollständig überein, weshalb auf diese hingewiesen wird. Doch ird darauf aufmerksam gemacht, dass Asparagin ausser bei Ob- ecten aus den Kulturen 5, 6 und 8 sich auch leicht bei Objecten us der Kultur 7 mikrochemisch nachweisen liess. War dagegen, ie in Kultur 9, die in der Kulturflüssigkeit enthaltene Trauben- uckermenge 2 % grösser als die Asparaginmenge, konnte Asparagin ı den Objecten nicht nachgewiesen werden — musste also verbraucht orden sein (die hier gebildete Stärkemenge war auch auffällig

kleiner als bei Objecten aus der entsprechenden Controlkultur 4).
Hier konnte auch Zucker nachgewiesen werden, dagegen nicht oder nur in schwachem Grade bei Objecten aus den Kulturen 7 und 8.
Die Kulturflüssigkeit in den Asparagin-Traubenzucker-Kulturen gab in beiden Versuchen keine NH_3-Reaction.

Sämmtliche Versuche mit Asparagin-Traubenzucker ergaben also alle, dass während sich in *Lemna*-Pflanzen aus den reinen Traubenzuckerkulturen so reichliche Stärkemengen während der Versuchszeit gebildet hatten, dass die ganze Pflanze durch die Jodbehandlung sich tief schwarzblau färbte, die während derselben Zeit gebildete Stärkemenge eine desto kleinere war, je mehr Asparagin im Verhältniss zu Traubenzucker gleichzeitig in der Kulturflüssigkeit zugegen war. Demgemäss war die gebildete Stärkemenge eine minimale, wenn gleiche oder annähernd gleiche Gewichtsmengen von Asparagin und Traubenzucker gleichzeitig den Objecten zur Disposition standen.

Indessen ergab theils die directe mikrochemische Nachweisung, theils die plasmolytische Methode und das Nessler'sche Reagens, dass sowohl Amid als Zucker in den Asparagin-Traubenzucker-Kulturen in die Versuchsobjecte nicht allein gleichzeitig, aber auch als solche – ohne vorausgehende Zerspaltungen und Umwandlungen — aufgenommen worden waren.

Kommt noch dazu, dass die in den Zellen augenblicklich disponible Asparaginmenge immer eine kleinere, ob überhaupt nachweisbare war, wenn Traubenzucker gleichzeitig aufgenommen wurde, als wenn dies nicht der Fall war (vergl. die Asparagin-Controlkulturen), dass ferner ein grösserer Reichthum an Eiweissstoffen immer von einer grösseren Armuth an Stärke, d. h. von einem grösseren Verbrauche von Zucker in anderen Richtungen als zur Bildung und Deponirung von Stärke begleitet wurde, muss hieraus der Schluss gezogen werden können, dass in den Objecten aus den Asparagin-Traubenzucker-Kulturen das Asparagin unmittelbar nach der Aufnahme einer chemischen Umwandlung unterworfen worden war, die darin bestand, dass es mit dem aufgenommenen Zucker in Eiweiss umgewandelt wurde. Die später zu erwähnenden Versuche XXIX und XXX wie auch XXXIII—XXXVI gaben genau dieselben Resultate, die, da sämmtliche Versuche im Dunkeln angestellt wurden, sich so ausdrücken lassen:

Trifft in einer lebensthätigen, eventuell regenerations- aigen *Lemna*-Zelle Asparagin mit Traubenzucker zu- mmen, so findet — ohne den Einfluss des Lichtes — ı Zusammengreifen dieser Körper statt unter Bildung n Eiweiss. Und zwar verläuft diese Regeneration so ergisch, dass nur ein kleinerer oder ganz kleiner Theil n dem in der Zelle vorhandenen Zucker zur Deponirung n Reservestärke verwendet werden kann.

Die Absicht mit dem Versuche VIII war zu prüfen, ob eine der *Lemna*-Zelle stattgefundene oder stattfindende Regeneration d die damit verknüpften Constellationen im Stoffwechselgetriebe rch die Art der Speicherung von aufgenommenem Methylenblau- bstoff sich andeuten liessen[1]). Die Resultate dieses Versuches, ssen Kulturflüssigkeiten 0,0001 % Methylenblau — theils allein, eils gleichzeitig mit den bei der Eiweisssynthese thätigen Fac- ren — zugefügt worden waren, ergaben, dass das Methylenblau ; Indicator in dieser Richtung benutzt werden kann. Doch soll f die Besprechung der Resultate hier nicht näher eingegangen erden, da ich diese Frage in einer späteren Arbeit eingehenderen ntersuchungen unterwerfen werde.

b) Asparagin - Rohrzucker.

Der Rohrzucker wurde den Kulturflüssigkeiten theils — cfr. ie Versuche XI und XII — in denselben Gewichtsverhältnissen ie der Traubenzucker in den Asparagin-Traubenzucker-Versuchen, heils — vergl. die Versuche IX und X — in damit isotonischen lengen zugefügt; denn Rohrzucker ist, wie bekannt, viel weniger smotisch wirksam als Traubenzucker, und es war a priori denk- ar, dass der grössere oder kleinere osmotische Druck in den

---

1) Vergl. W. Pfeffer, Ueber Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. nters. a. d. botan. Institut zu Tübingen, Bd. 2, 1886 - 1888, p. 224 f.: „Die Ein- ihrung von Farben in lebendige Zellen ist besonders deshalb von Bedeutung, weil hne Beeinträchtigung der Structur und überhaupt ohne Schädigung des Lebens Eigen- chaften der Zelle resp. ihre Theile charakterisirt werden. Denn jede Farbenspeicherung, ag sie im Protoplasma oder Zellsaft auftreten, bedarf natürlich causaler Erklärung nd kann in ihrem Auftreten und weiteren Verhalten als Reagens für Qualitäten der elle ausgenutzt werden."

Zellen irgend einen Einfluss auf einen eventuell stattfindenden Regenerationsprocess ausüben könnte. Doch überall war die benutzte Rohrzuckermenge den benutzten Asparaginmengen gegenüber constant.

Versuch IX. 16.—18./8. 1896.

(2 % Rohrzucker annähernd mit 1,0 % Traubenzucker isotonisch.

Kultur 1.	Leitungswasser allein		—	Controlkultur
„ 2.	2,0 % Rohrzucker			„
„ 3.	1,0 % Asparagin			„
„ 4.	0,05 %	„	+ 2,0 %	Rohrzucker
„ 5.	0,5 %	„	+ „	„
„ 6.	1,0 %	„	+ „	„

Versuchszeit: 44 Stunden. Temperatur: 18,0—20,0° C.

Resultate.

Stärke. Die Objecte aus den Asparagin-Rohrzucker-Kulturen 4, 5 und 6 waren ebenso reich an Stärke wie die Objecte aus der reinen Rohrzuckerkultur 2. Ueberall färbten sich hier die Objecte durch die Jodbehandlung tief schwarzblau. Bei Objecten aus den Controlkulturen 1 und 3 trat aber keine Spur von Stärkereaction hervor.

Zucker. Bei Objecten aus den Kulturen 2, 4, 5 und 6 trat freilich überall und in gleich starkem Grade Reduction ein; sie war aber nicht eine directe wie bei den Objecten aus den Traubenzuckerkulturen; erst nach einiger Behandlungszeit der Objecte mit dem Reagens trat sie hervor. Dasselbe galt auch von den Kulturflüssigkeiten der betreffenden Kulturen, und man darf demnach schliessen, dass der Rohrzucker als solcher in den Zellen deponirt worden war.

Asparagin. Bei Objecten aus sämmtlichen Asparaginkulturen, namentlich aus 3, 5 und 6, war Asparagin mikrochemisch leicht nachweisbar; die Kulturflüssigkeit aus diesen Kulturen gab keine NH_3-Reaction.

Eiweiss. Die Reactionen waren überall von derselben Intensität.

Versuch X. 18.—20./8. 1896.

(3,71 % Rohrzucker mit 1,95 % Traubenzucker isotonisch.)

Kultur 1.	Leitungswasser allein —	Controlkultur
„ 2.	3,71 % Rohrzucker	„

Kultur 3. 1,0 % Asparagin — Controlkultur

„ 4. 0,05 % „ + 3,71 % Rohrzucker

„ 5. 0,5 % „ + „ „

„ 6. 1,0 % „ + „ „

Versuchszeit: 45 Stunden. Temperatur: 17,9—20,0° C.

Resultate.

Stärke. Die gebildeten Stärkemengen waren ebenso gross bei Objecten aus den Kulturen 4, 5 und 6 wie bei Objecten aus der Controlkultur 2. Bei Objecten aus den Controlkulturen 1 und 3 war keine Stärke gebildet.

Zucker. Auch hier war der Rohrzucker als solcher in den Zellen aufgenommen und in reichlichen Mengen nicht allein bei den Controlobjecten aus Kultur 2, sondern auch bei Objecten aus den Kulturen 4, 5 und 6 angehäuft.

Asparagin. Mikrochemisch leicht nachweisbar war das Asparagin bei Objecten aus allen Kulturen, die dies Amid in der Kulturflüssigkeit enthielten.

Eiweiss. Wie im Versuche IX. Die Kulturflüssigkeit aus den Asparaginkulturen gab keine NH_3-Reaction.

Versuch XI. 21.—22./8. 1896.

Kultur 1. Leitungswasser allein — Controlkultur

„ 2. 2,0 % Rohrzucker „

„ 3. 2,0 % Asparagin „

„ 4. 0,005 % „ + 2,0 % Rohrzucker

„ 5. 0,05 % „ + „ „

„ 6. 0,5 % „ + „ „

„ 7. 1,0 % „ + „ „

„ 8. 2,0 % „ + „ „

Versuchszeit: 36 Stunden. Temperatur: 17,9—18,8° C.

Resultate.

Stärke. Wie vorhin. Selbst bei Objecten aus Kultur 8, wo gleiche Gewichtsmengen von Asparagin und Rohrzucker gleichzeitig disponibel waren, waren die gebildeten Stärkemengen ebenso reichliche wie bei den Objecten aus der Controlkultur 2.

Auch mit Hinsicht auf Zucker, Asparagin und Eiweiss waren die Resultate dieselben wie die der Versuche IX und X.

Der Rohrzucker war als solcher aufgenommen und angehäuft und überall zur reichlichen Stärkespeicherung verbraucht, gleichgültig ob viel oder wenig Asparagin gleichzeitig in den Zellen zugegen war. Was das Asparagin betrifft, war dies Amid bei Objecten aus den Kulturen 3, 5, 6, 7 und 8[1]) in reichlichen Mengen gespeichert, ohne dass eine stattgefundene Eiweissbildung deshalb gespürt werden konnte.

Versuch XII. 22.—24./8. 1896.

Kultur	1.	Leitungswasser allein — Controlkultur				
„	2.	1,0 °/0 Rohrzucker				„
„	3.	1,0 °/0 Asparagin				„
„	4.	0,05 °/0	„	+	1,0 °/0	Rohrzucker
„	5.	0,5 °/0	„	+	„	„
„	6.	1,0 °/0	„	+	„	„

Versuchszeit: 40 Stunden. Temperatur: 18,0—20,0° C.

Auch die Resultate dieses Versuches waren genau dieselben wie früher.

In voller Uebereinstimmung miteinander zeigten also die Resultate sämmtlicher erwähnter Asparagin - Rohrzucker - Versuche, dass — unangesehen die relative Grösse der gleichzeitig mit dem Rohrzucker zur Disposition stehenden Asparaginmengen und gleichgültig, ob die osmotische Druckhöhe in den Zellen eine grössere oder kleinere war — in allen Fällen eine Eiweissbildung während der Versuchszeit in irgend einem mikrochemisch nachweisbaren Grade nicht realisirt worden war. Denn überall war die in derselben Zeit gebildete Stärkemenge eine gleich grosse, überall traten die Eiweissreactionen mit der gleichen Intensität hervor, und überall war das Asparagin in den Zellen in reichlichen Mengen neben dem gleichfalls als solchem, jedenfalls nicht als direct reducirendem Zucker, aufgenommenen Rohrzucker scheinbar völlig inactiv deponirt.

Die *Lemna*-Versuche XXXII, XXXIII und XXXIV gaben auch dieselben Resultate, die sich demnach so ausdrücken lassen

---

1) Die in Kultur 4 aufgenommenen Asparaginmengen waren wahrscheinlich zu klein, um direct nachgewiesen werden zu können.

In einer und derselben *Lemna*-Zelle kann Rohrzucker und Asparagin — jedenfalls im Dunkeln — reichlich nebeneinander angehäuft werden, ohne dass diese Körper deshalb zur Eiweissbildung zusammengreifen.

c) Glykokoll-Traubenzucker.

a) Versuche mit einer constanten Traubenzuckermenge steigenden Glykokollmengen gegenüber.

Versuch XIII. 27.—28./8. 1896.

Kultur	1.	Leitungswasser allein		—	Controlkultur
„	2.	2,0 %	Traubenzucker		„
„	3.	1,0 %	Glykokoll		„
„	4.	0,005 %	„	+ 2,0 %	Traubenzucker
„	5.	0,05 %	„	+ „	„
„	6.	0,5 %	„	+ „	„
„	7.	1,0 %	„	+ „	„

Versuchszeit: 36 Stunden. Temperatur: 16,1—17,0° C.

Resultate.

Stärke. Nicht allein bei Objecten aus der Kultur 2, sondern auch bei solchen aus den combinirten Glykokoll-Traubenzucker-Kulturen 4, 5, 6 und 7 war die stattgefundene Stärkebildung eine reichliche. Die Menge der gebildeten Stärke war überall gleich gross, unabhängig davon, ob relativ viel oder relativ wenig oder gar kein Glykokoll dargeboten worden war. Die Controlobjecte 1 und 3 waren stärkefrei geblieben.

Zucker. Ueberall, wo Zucker in der Kulturflüssigkeit vorhanden war, trat directe Reduction ein und diese war ebenso stark bei Objecten aus den Kulturen 4, 5, 6 und 7, wie bei Objecten aus der Controlkultur 2.

Glykokoll. Da in Spross- und Wurzelzellen der Objecte aus den Glykokoll-Traubenzucker-Kulturen ein Turgorüberschuss (bei Objecten aus Kultur 5 = 0,10 Aeq. KNO_3) herrschte, und da nach dem Verlaufe der Versuchszeit die Kulturflüssigkeiten, die Glykokoll enthielten, keine NH_3-Reaction gaben, muss es als un-

zweifelhaft betrachtet werden, dass das Glykokoll in den Zellen als solches aufgenommen und deponirt worden war[1]).

Eiweiss. Die Reactionen waren überall gleich stark.

Versuch XIV. 28.—31./8. 1896.

Kultur 1.	Leitungswasser allein	—	Controlkultur
„ 2.	1,0 % Traubenzucker		„
„ 3.	1,0 % Glykokoll		„
„ 4.	0,5 % „	+ 1,0 % Traubenzucker	
„ 5.	1,0 % „	+ „	„

Versuchszeit: 72 Stunden. Temperatur: 16,0—17,0° C.

Resultate.

Stärke. Wie vorhin. Die während der Versuchszeit gebildeten Stärkemengen waren ebenso reichliche bei Objecten aus den Glykokoll-Traubenzucker-Kulturen — selbst aus Kultur 5, wo gleiche Gewichtsmengen Glykokoll und Traubenzucker gleichzeitig zur Disposition standen — wie bei Objecten aus der reinen Zuckerkultur 2.

Zucker. Gleichgültig, ob Glykokoll gleichzeitig in der Kulturflüssigkeit zugegen war oder nicht, ob in grösserer oder kleinerer Menge, trat überall directe und gleich starke Reduction bei Objecten aus allen Kulturen, die Zucker enthielten, ein.

Glykokoll. Während der Turgor in Spross- und Wurzelzellen bei Objecten aus den Controlkulturen 2 und 3 = 0,20 bis 0,25 Aeq. KNO_3 war, hatte er in sämmtlichen Zellen bei Objecten aus der Kultur 5 dagegen eine Grösse von 0,35—0,40 Aeq. KNO_3 erreicht. Dieser Turgorüberschuss in Verbindung damit, dass die Kulturflüssigkeit der Glykokollkulturen nach beendigtem Versuche keine NH_3-Reaction zu erkennen gab, spricht dafür, dass auch hier das Glykokoll als solches gleichzeitig mit dem Traubenzucker aufgenommen worden war.

Eiweiss. Aus den Reactionen war nichts zu entnehmen, das auf eine bevorzugte Eiweissbildung bei den Objecten aus den combinirten Glykokoll-Traubenzucker-Kulturen deutete.

---

1) Dass das Glykokoll als solches in grünen phanerogamen Pflanzen aufgenommen wird, ist, wie erwähnt (vergl. p. 432), schon früher constatirt worden (Hampe, Landw. Versuchsstationen, Bd. X). Die Resultate der Glykokoll-Rohrzucker-Versuche (Versuch XVII—XX), in welchen der aufgenommene Rohrzucker grösstentheils zur Eiweissbildung verbraucht wurde, beweisen auch, dass das Glykokoll in den Zellen der Objecte als solches aufgenommen wird.

β) Versuche mit einer constanten Glykokollmenge steigenden Traubenzuckermengen gegenüber.

Versuch XV. 29./8.—1./9. 1896. Versuch XVI. 30./8.—1./9. 1896.

Kultur 1.	Leitungswasser allein — Controlkultur	
„ 2.	0,5 % Traubenzucker	„
„ 3.	1,0 % „	„
„ 4.	1,0 % Glykokoll	„
„ 5.	1,0 % „ + 0,5 % Traubenzucker	
„ 6.	1,0 % „ + 1,0 %	„

Versuch XV dauerte 84 Stunden, Versuch XVI 48 Stunden.
Temperatur: 15,2—17,0° C.

Gleichgültig, ob die Versuchszeit lang (Versuch XV) oder kurz (Versuch XVI) war, waren die Resultate in allen Richtungen genau dieselben wie diejenigen der Versuche XIII und XIV und sollen deshalb hier nicht näher erwähnt werden.

Während also der grösste Theil von dem jedenfalls als direct reducirender Zucker aufgenommenen Traubenzucker überall während der Versuchszeit zur Bildung und Speicherung von Stärke verbraucht worden war, war ein kleinerer Theil davon, d. h. der in der Zelle augenblicklich disponible Zuckervorrath, in dieser vollständig inactiv neben dem Glykokoll angehäuft; eine Eiweissbildung aus diesen Körpern war nicht realisirt worden.

Die *Lemna*-Versuche XXXIII und XXXIV gaben dieselben Resultate, und man wird deshalb sagen dürfen: In einer und derselben, eventuell regenerationsfähigen *Lemna*-Zelle kann — jedenfalls im Dunkeln — Traubenzucker und Glykokoll nebeneinander angehäuft werden, ohne dass deshalb eine Eiweissbildung aus diesen Körpern realisirt werde.

d) Glykokoll-Rohrzucker.

α) Versuche mit einer constanten Rohrzuckermenge steigenden Glykokollmengen gegenüber.

Versuch XVII. 29.—31./8. 1896.

Kultur 1.	Leitungswasser allein — Controlkultur	
„ 2.	2,0 % Rohrzucker	„

Kultur 3.	1,0 % Glykokoll	— Controlkultur	
„ 4.	0,05 % „	+ 2,0 % Rohrzucker	
„ 5.	0,5 % „	+ „ „	
„ 6.	1,0 % „	+ „ „	

Versuchszeit: 45 Stunden. Temperatur: 16,0—17,0° C.

Resultate:

Stärke. In Spross- und Wurzelzellen bei Objecten aus der Controlkultur 2 waren während der Versuchszeit reichliche Stärkemengen gebildet; mit dem steigenden Glykokollgehalt der Kulturflüssigkeit nahm aber der Stärkereichthum ab. So waren die gebildeten Stärkemengen bei Objecten aus der Kultur 5 relativ sehr klein und bei Objecten aus der Kultur 6 konnte nicht einmal eine Speicherung von Stärke gespürt werden. Objecte aus den Controlkulturen 1 und 3 waren völlig stärkefrei geblieben.

Zucker. Die Kulturflüssigkeit der Kulturen 2, 4, 5 und 6 gab keine directe Reduction. Eine solche trat erst nach stattgefundener Inversion ein. Dasselbe galt von den Objecten aus den genannten Kulturen. Der Rohrzucker musste also als solcher aufgenommen sein.

Glykokoll. Da in sämmtlichen Zellen bei Objecten aus den Kulturen 5 und 6 ein Turgorüberschuss sich zu erkennen gab und da die Kulturflüssigkeit dieser Kulturen auch keine NH_3-Reaction zeigte, scheint es unzweifelhaft, dass auch hier das Glykokoll als solches aufgenommen worden war.

Eiweiss. Die Reactionen waren auffällig stark bei Objecten aus den Kulturen 5 und 6; bedeutend schwächer waren sie dagegen bei den Objecten aus den Kulturen 1 und 3.

Versuch XVIII. 10.—12./9. 1896.

Kultur 1.	Leitungswasser allein	— Controlkultur	
„ 2.	3,81 % Rohrzucker	„	
„ 3.	1,0 % Glykokoll	„	
„ 4.	0,05 % „	+ 3,81 % Rohrzucker	
„ 5.	0,5 % „	+ „ „	
„ 6.	1,0 % „	+ „ „	

Versuchszeit: 45 Stunden. Temperatur: 13,2—15,2° C.

Resultate.

Auch hier waren die gebildeten Stärkemengen desto kleiner, je mehr Glykokoll gleichzeitig mit dem Rohrzucker in der Kulturflüssigkeit vorhanden war. Während demnach Haupt- und Seitensprosse wie auch Wurzeln von Objecten aus der Controlkultur 2 nach beendigter Versuchszeit mit Stärke vollgepfropft waren, fand sich nur wenig Stärke bei Objecten aus der Kultur 5 und gar nichts davon bei Objecten aus Kultur 6. Auf der anderen Seite aber waren die Eiweissreactionen bei diesen Objecten besonders stark hervortretend; sehr schwach aber waren sie bei den Controlobjecten 1 und 3.

Auch hier waren Rohrzucker und Glykokoll als solche aufgenommen.

β) Versuche mit einer constanten Glykokollmenge steigenden Rohrzuckermengen gegenüber.

Versuch XIX. 11.—15./9. 1896. Versuch XX. 11.—13./9. 1896.

Kultur				
Kultur	1.	Leitungswasser allein		— Controlkultur
„	2.	1,0 % Rohrzucker		„
„	3.	2,0 % „		„
„	4.	3,0 % „		„
„	5.	1,0 % Glykokoll		„
„	6.	2,0 % „		„
„	7.	1,0 % „	+ 1,0 % Rohrzucker	
„	8.	1,0 % „	+ 2,0 % „	
„	9.	1,0 % „	+ 3,0 % „	
„	10.	2,0 % „	+ 2,0 % „	

Versuch XIX dauerte 84 Stunden, Versuch XX 48 Stunden.
Temperatur: 13,2—14,4° C.

Auch die Resultate dieser beiden Versuche stimmten miteinander und mit denen der Versuche XVII und XVIII in allen Richtungen überein. Bei Objecten aus den Controlkulturen 2, 3 und 4 waren grosse Mengen Stärke gebildet, bei Objecten aus den Kulturen 7, 8, 9 und 10 dagegen nur wenig oder gar nichts davon. Hier traten aber intensive Eiweissreactionen hervor, was nicht der Fall war mit Objecten aus den Controlkulturen.

Die Resultate sämmtlicher Glykokoll-Rohrzucker-Versuche waren also, dass bei *Lemna* und im Dunkeln aus Glykokoll Eiweiss gebildet wird, wenn Rohrzucker disponibel ist; denn ungeachtet, dass der Rohrzucker überall reichlich aufgenommen wurde, wo er in der Kulturflüssigkeit vorhanden war, nahm doch die Menge der während der Versuchszeit gebildeten Stärke mit der steigenden Menge von gleichzeitig aufgenommenem Glykokoll[1]) stark ab, in derselben Zeit wie die Objecte reicher an Eiweiss wurden. Und diese Eiweissbildung war eine um so energischere als die, die eintrat, wenn z. B. Asparagin mit Traubenzucker zusammentraf, als der disponible Zucker beinahe ausschliesslich in dieser Richtung verwendet wurde, selbst wenn die zur Disposition gestellten Rohrzuckermengen 3—4 Mal so gross waren als die Glykokollmengen.

Die *Lemna*-Versuche XXXIII, XXXIV, XXXVII und XXXVIII gaben dieselben Resultate.

Die Resultate sämmtlicher mit Glykokoll angestellten Versuche lassen sich so zusammenfassen:

Während Glykokoll in einer *Lemna*-Zelle mit Traubenzucker nicht — jedenfalls in keinem merkbaren Grade — in Eiweiss umgebildet wird, wird ohne Lichtwirkung ein solcher Process augenblicklich realisirt, wenn Rohrzucker (jedenfalls nicht direct reducirender Zucker) disponibel ist.

e) Harnstoff-Traubenzucker.

a) Versuche mit einer constanten Traubenzuckermenge steigenden Harnstoffmengen gegenüber.

Versuch XXI. 23.—25./8. 1896.

Kultur	1.	Leitungswasser allein		— Controlkultur
„	2.	1,50 % Traubenzucker		„
„	3.	1,0 % Harnstoff		„
„	4.	0,05 % „	+ 1,50 % Traubenzucker	
„	5.	0,5 % „	+ „ „	
„	6.	1,0 % „	+ „ „	

Versuchszeit: 48 Stunden. Temperatur: 17,2—18,3° C.

---

1) Dass in die Zellen desto grössere Mengen Glykokoll aufgenommen wurden, je mehr davon in der Kulturflüssigkeit war, zeigte der immer in diesem Falle steigende Turgor.

Resultate.

Stärke. Während sowohl Haupt- und Seitensprosse als Wurzeln von Objecten aus der Zuckerkultur 2 stärkereich geworden waren, war bei Objecten aus Kultur 4 nur wenig Stärke gebildet, und bei Objecten aus den Kulturen 5 und 6 konnte eine Stärkereaction nicht einmal gespürt werden. Dies war auch der Fall mit den Controlobjecten 1 und 3.

Zucker. Directe Reduction trat überall ein, wo Zucker in der Kulturflüssigkeit vorhanden war. Nur war sie bei Objecten aus den Kulturen 5 und 6 auffällig schwächer als bei Objecten aus der reinen Zuckerkultur 2.

Harnstoff. Die plasmolytischen Versuche ergaben, dass, während in den Spross- und Wurzelzellen der Controlobjecte 2 und 3 nach 22 Stunden Versuchszeit ein Turgor herrschte, der 0,20 bezw. 0,35 Aeq. KNO_3 gleich kam, hatte in derselben Zeit die osmotische Druckhöhe in Spross- und Wurzelzellen bei Objecten aus der combinirten Harnstoff-Traubenzucker-Kultur 6 einen Werth von 0,45—0,50 Aeq. KNO_3 erreicht. Da auch die Kulturflüssigkeiten aus den verschiedenen Harnstoffkulturen nach beendigtem Versuche keine oder jedenfalls keine nennenswerthe NH_3-Reaction gaben, war unzweifelhaft der Harnstoff als solcher aufgenommen[1]).

Eiweiss. Während bei Objecten aus den Kulturen 1 und 3 die Reactionen nur schwach und undeutlich waren, traten sie bei Objecten aus den Harnstoff-Traubenzucker-Kulturen mit einer desto grösseren Stärke hervor, je mehr Harnstoff gleichzeitig mit Traubenzucker disponibel war.

Versuch XXII. 26.—30./8. 1896.

Kultur 1.	Leitungswasser allein			— Controlkultur
„ 2.	1,0 % Traubenzucker			„
„ 3.	1,0 % Harnstoff			„
„ 4.	0,05 %	„	+ 1,0 %	Traubenzucker
„ 5.	0,5 %	„	+ „	„
„ 6.	1,0 %	„	+ „	„

Versuchszeit: 96 Stunden. Temperatur: 16,0—17,5° C.

1) Dass Harnstoff als solcher in die grüne phanerogame Pflanze aufgenommen und verwerthet wird, ist, wie erwähnt (vergl. p. 432), schon längst constatirt worden.

Resultate

wie vorhin.

Stärke. Bei Objecten aus Kultur 4 war nur wenig Stärke gebildet, bei Objecten aus den Kulturen 5 und 6 dagegen gar nichts davon. Die Objecte aus der reinen Zuckerkultur 2 waren aber so stärkereich geworden, dass sie durch Jodbehandlung sich ganz tief schwarzblau färbten.

Zucker. Bei Objecten aus allen Kulturen, die Zucker in der Kulturflüssigkeit enthielten, trat directe Reduction ein; doch war diese eine bedeutend kräftigere bei Objecten aus den Kulturen 2 und 4, als bei Objecten aus den Kulturen 5 und 6.

Harnstoff. In Spross- und Wurzelzellen von Objecten aus den Kulturen 5 und 6 war ein 0,25 Aeq. KNO_3 grosser Turgorüberschuss zugegen, und da die Kulturflüssigkeit dieser Kulturen keine NH_3-Reaction gab, war unzweifelhaft der Harnstoff auch hier als solcher aufgenommen.

Eiweiss. Die Reactionen waren auffällig stark bei Objecten aus den Harnstoff-Traubenzuckerkulturen; sehr schwach waren sie dagegen bei den Controlobjecten 1 und 3.

β) Versuche mit einer constanten Harnstoffmenge steigenden Traubenzuckermengen gegenüber.

Versuch XXIII. 1.—3./6. 1897. Versuch XXIV. 1.—4./6. 1897.

Kultur	1.	Leitungswasser allein	—		Controlkultur
„	2.	1,0 % Traubenzucker			„
„	3.	2,0 % „			„
„	4.	0,5 % Harnstoff			„
„	5.	„ „		+ 1,0 %	Traubenzucker
„	6.	„ „		+ 2,0 %	„

Versuch XXIII dauerte 45 Stunden, Versuch XXIV 75 Stunden.
Temperatur: 18,2—19,5° C.

Die Resultate dieser Versuche waren in allen Richtungen mit einander und mit denen der Versuche XXI und XXII übereinstimmend und sollen deshalb hier nicht näher erwähnt werden. Auch die Harnstoff-Traubenzuckerkulturen in den *Lemna*-Versuchen XXXIII und XXXIV gaben genau dieselben Resultate.

Mit dem steigenden Harnstoffgehalt im Kulturmedium nahm die Grösse der während der Versuchszeit aus aufgenommenem

ızucker gebildeten Stärkemengen stark ab, während dagegen
'eissbildung eine auffällig erheblichere wurde. Und diese
)ildung wurde mit solcher Energie zur Ausführung gebracht,
leichgültig ob die Versuchszeit kurz oder lang war, selbst
Kulturen, in welchen 3—4mal so grosse Gewichtsmengen
:ker als von Harnstoff zur Disposition standen, nur wenig
in Zucker zur Deponirung von Stärke disponibel wurde, —
ht der Fall war, wenn Asparagin mit Traubenzucker in der
ısammentraf.

ɜ intensivste Eiweissbildung erfolgte bei einer Harnstoff-
von 1 % im Kulturmedium — eine Menge, die nicht im
en Maasse irgend einen schädlichen Einfluss auf die Objecte
; im Gegentheil, diese gewährten ein viel gesunderes und
res Aussehen als die Controlobjecte, wie auch die einzelnen
ihre normale Structur beibehalten hatten; da ferner in den
ein osmotischer Druck, der 0,50 Aeq. KNO_3 gleichkam,
, kann also ein relativ sehr hoher Druck in den Zellen
herabsetzenden Einfluss auf die Eiweissbildung ausüben.

f) Harnstoff-Rohrzucker.

berall war hier die Rohrzuckermenge eine constante steigenden
)ffmengen gegenüber und theils wurde der Rohrzucker der
lüssigkeit in gleichen Gewichtsmengen wie der Traubenzucker
Harnstoff-Traubenzucker-Versuchen, theils in damit iso-
ɜn Mengen zugefügt.

Versuch XXV. 27.—29./8. 1896.

(2,82 % Rohrzucker isotonisch mit 1,50 % Traubenzucker.)

Kultur 1.	Leitungswasser allein	—		Controlkultur	
„ 2.	2,82 % Rohrzucker			„	
„ 3.	1,0 % Harnstoff			„	
„ 4.	0,05 %	„	+	2,82 %	Rohrzucker
„ 5.	0,5 %	„	+	„	„
„ 6.	1,0 %	„	+	„	„

'ersuchszeit: 40 Stunden. Temperatur: 16,0—17,2° C.

Resultate.

:ärke. Objecte aus den Controlkulturen 1 und 3 waren
rei geblieben. In Spross- und Wurzelzellen bei Objecten

aus der Controlkultur 2 hatte dagegen eine reichliche Deponirung von Stärke stattgefunden; bei Objecten aus Kultur 4 war viel weniger Stärke gebildet — nur ein wenig in den Seitensprossen — und bei Objecten aus den Kulturen 5 und 6 nicht einmal Spuren davon.

Zucker. In der Kulturflüssigkeit der Kulturen 2, 4, 5 und 6 trat Reduction erst nach vorhergehender Inversion ein; dasselbe war auch der Fall mit den Objecten aus denselben Kulturen.

Harnstoff. In den Zellen der Objecte aus Kultur 6 bestand ein ca. 0,25 Aeq. KNO_3 grosser Turgorüberschuss, und da die Kulturflüssigkeit der Harnstoff-Kulturen keine NH_3-Reaction gab, war auch hier der Harnstoff als solcher aufgenommen worden.

Eiweiss. Die Reactionen waren besonders stark hervortretend bei Objecten aus den Kulturen 4, 5 und 6.

Versuch XXVI. 15.—18./9. 1896.

(2,20 % Rohrzucker mit 1,0 % Traubenzucker isotonisch.)

Kultur	1.	Leitungswasser allein — Controlkultur
„	2.	2,20 % Rohrzucker „
„	3.	1,0 % Harnstoff „
„	4.	0,05 % „ + 2,20 % Rohrzucker
„	5.	0,5 % „ + „ „
„	6.	1,0 % „ + „ „

Versuchszeit: 73 Stunden. Temperatur: 13,8—15,2° C.

Resultate

wie vorhin. Auch hier waren die während der Versuchszeit gebildeten Stärkemengen desto kleiner, je mehr Harnstoff gleichzeitig mit dem Rohrzucker aufgenommen worden war und zwar in der Weise, dass bei Objecten aus den Kulturen 5 und 6, in deren Kulturflüssigkeit 0,5 bezw. 1,0 % Harnstoff zur Verfügung stand, nicht einmal Spuren von Stärkereaction hervortraten. Bei diesen Objecten waren aber die Eiweissreactionen besonders stark hervortretend. Sowohl der Rohrzucker als der Harnstoff waren auch hier als solche[1]) aufgenommen.

---

1) In einzelnen Kulturen konnte freilich directe Reduction beobachtet werden, aber dann nur in so kleinen Spuren, dass diese vollständig ausser Betracht gesetzt werden können.

Ferner bestätigt wurden die oben erwähnten Resultate durch e Resultate der *Lemna*-Versuche XXXIII und XXXIV und rch diejenigen folgender zwei Controlversuche:

Versuch XXVII. 3.—5./10. 1896. Versuch XXVIII. 4.—8./10. 1896.

Kultur	Nr.	Lösung			
Kultur	1.	Leitungswasser allein — Controlkultur			
„	2.	2,0 % Rohrzucker			„
„	3.	1,0 % Harnstoff			„
„	4.	0,05 %	„	+	2,0 % Rohrzucker
„	5.	0,5 %	„	+	„ „
„	6.	1,0 %	„	+	„ „

ersuch XXVII dauerte 47 Stunden, Versuch XXVIII 92 Stunden.
Temperatur: 13,6—16,4° C.

Auch in diesen Versuchen war der Rohrzucker bei Objecten is den Harnstoff-Rohrzucker-Kulturen so energisch zur Umwandlung on aufgenommenem Harnstoff in Eiweiss verbraucht worden, dass ar wenig oder gar nichts davon (in den Kulturen 5 und 6) zur ildung und Speicherung von Stärke übrig geblieben war.

Man kann demnach sagen:

In der *Lemna*-Pflanze — und dann wahrscheinlich ach in anderen, grünen, phanerogamen Pflanzen — wird arnstoff ohne den Einfluss des Lichtes leicht und schnell . Eiweiss umgewandelt, wenn Trauben- oder Rohrzucker eichzeitig in der Zelle disponibel ist.

Der Wahrheit noch näher kommt man wahrscheinlich, wenn an diesen Satz folgendermassen erweitert:

Bei der Eiweissbildung aus Harnstoff, welcher Process hne Lichtwirkung realisirt wird, ist es unter übrigens eigneten Regenerationsverhältnissen vollständig gleichültig, ob ein direct oder nicht direct reducirender Zucker leichzeitig disponibel in der Zelle ist.

Zahlreiche Glutamin-Traubenzucker- und Glutamin-Rohrzucker-Versuche wurden ausserdem angestellt, in keinen on diesen aber gelang es, das Glutamin als solches in der Kulturlüssigkeit zu behalten. Diese gab nämlich schon nach einer

Versuchszeit von 24 Stunden (Temperatur 15—20° C.) eine so starke Ammoniakbildung zu erkennen, dass den Resultaten dieser Versuche kein Werth beigelegt werden kann. In den Injectionsversuchen mit *Vicia Faba* L. und *Ricinus communis* L. gelang es aber, die glutaminhaltigen Kulturflüssigkeiten so unverändert zu behalten, dass die Resultate als zuverlässige angesehen werden konnten, besonders da das Glutamin sich in dazu geeigneten Versuchen sogar mikrochemisch als kürzere oder längere Krystallnadeln in den Zellen nachweisen liess.

g) Verschiedene Amide resp. Amidosäuren — verschiedene Zuckerarten.

Die Absicht mit diesen Versuchen war, durch sie theils die Resultate der bisher erwähnten Versuche zu controliren, theils die relative Leichtigkeit und Geschwindigkeit zu prüfen, womit die Eiweissbildung in den verschiedenen Fällen realisirt wird. Hier wurde auch das Verhalten des Leucins, Kreatins und Alanins Trauben- oder Rohrzucker gegenüber untersucht.

Versuch XXIX. 23.—25./7. 1896.

Kultur	1.	Leitungswasser allein	— Controlkultur
„	2.	2,70 % Traubenzucker	„
„	3.	5,40 % Maltose	„
„	4.	2,73 % Mannit	„
„	5.	0,5 % Asparagin	„
„	6.	„ „	+ 2,70 % Traubenzucker
„	7.	„ „	+ 5,40 % Maltose
„	8.	„ „	+ 2,73 % Mannit

Versuchszeit: 39 Stunden. Temperatur: 20,6—23,2° C.

Resultate.

Stärke. Bei Objecten aus der Controlkultur 2 hatte eine aussergewöhnlich reiche Stärkespeicherung stattgefunden; die Objecte aus den Controlkulturen 1, 3, 4 und 5 waren dagegen völlig stärkefrei geblieben. Mannit und Maltose kann also bei *Lemna minor* nicht als Material zur Stärkebildung dienen, weshalb auch die Bedeutung dieser Zuckerarten bei dem Regenerationsprocesse nicht näher untersucht wurde. Bei Objecten aus der combinirten Asparagin-Traubenzucker-Kultur 6 war nur wenig Stärke gebildet (in den

ossen). Hier waren aber die Eiweissreactionen besonders

aragin. Nach der Verdampfung des Alkohols schieden
Objecten aus der Controlkultur 5 Asparaginkrystalle aus,
r bei Objecten aus Kultur 6. Die Kulturflüssigkeit dieser
ab keine NH_3-Reaction.
Asparagin war also als solches aufgenommen und mit
ubenzucker zu Eiweiss regenerirt.

Versuch XXX. 10.—12./8. 1896.

Kultur	1.	Leitungswasser allein — Controlkultur			
„	2.	1,0 % Traubenzucker		„	
„	3.	1,0 % Leucin		„	
„	4.	1,0 % Asparagin		„	
„	5.	0,05 % „	+	1,0 %	Traubenzucker
„	6.	0,05 % Leucin	+	„	„
„	7.	0,5 % Asparagin	+	„	„
„	8.	0,5 % Leucin	+	„	„
„	9.	1,0 % Asparagin	+	„	„
„	10.	1,0 % Leucin	+	„	„

Asparagin-Traubenzucker-Kulturen dienten hier wie auch
lgenden *Lemna*-Versuchen wesentlich als Controlkulturen.
uchszeit: 40 Stunden. Temperatur: 18,6—19,7° C.

Resultate.

rke. Objecte aus der Controlkultur 2 waren stärkereich
; auch bei Objecten aus der reinen Leucinkultur 3 war
ebildet, aber nur in schwachem Grade. Die übrigen
ulturen waren dagegen völlig stärkefrei geblieben. Während
cten aus den Kulturen 5, 7 und 9 desto weniger Stärke
war, je grösser die in der Kulturflüssigkeit enthaltenen
nmengen waren, so dass bei Objecten aus Kultur 9 Stärke
kleine Spuren (in den Seitensprossen) zu finden war,
Objecte aus sämmtlichen Leucin-Traubenzucker-Kulturen,
tig ob die gleichzeitig mit dem Zucker zur Disposition
Leucinmenge eine relativ grosse oder kleine war, ebenso
h geworden als die Objecte aus der reinen Zuckerkultur 2.
ker. Eine ebenso starke directe Reduction trat bei Ob-
s den Kulturen 6, 8 und 10 ein wie bei Objecten aus der

Controlkultur 2. Dagegen war die Reduction bei Objecten aus Kultur 7 eine sehr schwache und bei Objecten aus Kultur 9 eine kaum merkbare.

Leucin. Eine Leucinreaction durch absoluten Alkohol konnte nicht erreicht werden. Da indessen bei Objecten aus der Controlkultur 3 Stärke aus Leucin gebildet war und da die Kulturflüssigkeit der Leucinkulturen keine NH_3-Bildung zu erkennen gab, musste das Leucin als solches aufgenommen worden sein.

Eiweiss. Während die Objecte aus den Kulturen 5, 7 und 9 stark hervortretende Reactionen gaben, war dies nicht der Fall mit Objecten aus den Controlkulturen 1 und 4 und aus den Leucinkulturen 3, 6, 8 und 10.

Da *Lemna* nach dem Erwähnten Leucin als Material zur Stärkebildung[1]) benutzen kann, war es schwer mit genügender Sicherheit festzustellen, ob das Leucin bei dieser Pflanze mit dem Traubenzucker in Eiweiss umgewandelt worden war oder nicht. Jedenfalls müsste dessen Menge eine so geringe gewesen sein, dass sie sich der mikrochemischen Nachweisung völlig entzog; denn Objecte aus der Kultur 10, wo gleiche Gewichtsmengen von Leucin und Traubenzucker zur Verfügung standen, waren ebenso stärkereich geworden wie die Objecte aus den Kulturen 2, 6 und 8, wie auch bei jenen Objecten wie bei diesen eine Anhäufung von Eiweiss sich mikrochemisch nicht erkennen liess.

Versuch XXXI wurde mit Hippursäure, Asparaginsäure und Traubenzucker angestellt. Da aber, wie erwähnt (vergl. p. 433, Anm.), sowohl die Hippursäure als die Asparaginsäure selbst bei geringen Concentrationen einen schädlichen Einfluss auf die Objecte ausübten, sollen die Resultate ausser Betracht gesetzt werden.

Versuch XXXII. 14.—16./8. 1896.

Kultur	1.	Leitungswasser allein			— Controlkultur
„	2.	2,5 % Rohrzucker			„
„	3.	1,0 % Leucin			„
„	4.	0,5 % „	+	2,5 %	Rohrzucker
„	5.	1,0 % „	+	„	„
„	6.	0,5 % Asparagin	+	„	„
„	7.	1,0 % „	+	„	„

Versuchszeit: 36 Stunden. Temperatur: 17,9—18,8° C.

1) Nach Th. Bokorny (Arch. f. Hygiene, Bd. XX, p. 188) bilden grüne Algen leicht Stärke aus Leucin.

Resultate.

Stärke. Die Objecte aus den Kulturen 4, 5, 6 und 7 waren ebenso stärkereich geworden wie die Objecte aus der reinen Zuckerkultur 2 — gleichgültig ob die gleichzeitig mit dem Rohrzucker zur Verfügung stehenden Asparagin- resp. Leucinmengen relativ gross waren. Die Objecte aus Kultur 3 zeigten eine schwache Stärkereaktion. Da der Rohrzucker, das Asparagin und das Leucin überall als solche in die Objecte aufgenommen waren, ergab sich also, dass das Asparagin wie vorhin nicht mit Rohrzucker in Eiweiss umgewandelt wird, und dass das Leucin — jedenfalls im Dunkeln — auch dann nicht, wenn Rohrzucker (nicht direct reducirender Zucker) zur Verfügung in der eventuell regenerationsfähigen Zelle steht, als direct geeignetes Material für die Eiweissbildung betrachtet werden kann.

Versuch XXXIII. 12.—15./9. 1896.

Kultur	1.	Leitungswasser allein		—		Controlkultur
„	2.	2,0 %	Rohrzucker			„
„	3.	„	Traubenzucker			„
„	4.	1,0 %	Leucin			„
„	5.	„	Asparagin	+	2,0 %	Rohrzucker
„	6.	„	„	+	„	Traubenzucker
„	7.	0,5 %	Harnstoff	+	„	Rohrzucker
„	8.	„	„	+	„	Traubenzucker
„	9.	1,0 %	Glykokoll	+	„	Rohrzucker
„	10.	„	„	+	„	Traubenzucker
„	11.	„	Leucin	+	„	Rohrzucker
„	12.	„	„	+	„	Traubenzucker

Versuchszeit: 62 Stunden. Temperatur: 13,8—14,4° C.
Die Versuche 5—12 controliren einander.

Versuch XXXIV. 15.—19./9. 1896.

(2,20 % Rohrzucker mit 1 % Traubenzucker isotonisch.)

Kultur	1.	Leitungswasser allein		—		Controlkultur
„	2.	2,20 %	Rohrzucker			„
„	3.	1,0 %	Traubenzucker			„
„	4.	„	Asparagin	+	2,20 %	Rohrzucker
„	5.	„	„	+	1,0 %	Traubenzucker

Kultur 6.	0,5 %	Harnstoff	+ 2,20 %	Rohrzucker
„ 7.	„	„	+ 1,0 %	Traubenzucker
„ 8.	1,0 %	Glykokoll	+ 2,20 %	Rohrzucker
„ 9.	„	„	+ 1,0 %	Traubenzucker
„ 10.	„	Leucin	+ 2,20 %	Rohrzucker
„ 11.	„	„	+ 1,0 %	Traubenzucker

Versuchszeit: 84 Stunden. Temperatur: 13,8—15,6° C.
Die Kulturen 4—11 controliren einander.

Die Resultate dieser beiden Versuche bestätigten in derselben Weise wie früher vollständig Alles, was in dieser Arbeit schon über das Verhalten des Asparagins, des Harnstoffes, des Glykokolls und des Leucins zur Eiweisssynthese im grünen phanerogamen Pflanzenkörper ausgesprochen ist.

Versuch XXXV. 24.—26./9. 1896.

Kultur 1.	Leitungswasser allein			—	Controlkultur
„ 2.	2,0 %	Traubenzucker			„
„ 3.	1,0 %	Alanin			„
„ 4.	„	Kreatin			„
„ 5.	0,5 %	Alanin	+	2,0 %	Traubenzucker
„ 6.	1,0 %	„	+	„	„
„ 7.	0,5 %	Kreatin	+	„	„
„ 8.	1,0 %	„	+	„	„
„ 9.	0,5 %	Asparagin	+	„	„

Versuchszeit: 41 Stunden. Temperatur: 17,8—20,0° C.

Resultate:

Stärke. Während die Objecte aus den Controlkulturen 1, 3 und 4 stärkefrei geblieben waren, trat Stärke massenhaft auf nicht allein bei Objecten aus der reinen Traubenzuckerkultur 2, sondern auch und in demselben Maasse bei Objecten aus den combinirten Alanin- bezw. Kreatin-Traubenzucker-Kulturen 5—8. Die Objecte aus der Asparagin-Traubenzucker-Kultur 9 waren dagegen stärkearm, aber reich an Eiweiss.

Zucker. Intense und gleich starke directe Reduction trat bei Objecten aus den Kulturen 2, 5, 6, 7 und 8 hervor; deutlich schwächer war sie bei den Objecten aus der Kultur 9.

Alanin und Kreatin. In den Zellen der Objecte aus den ulturen 6 und 8 herrschte ein Turgorüberschuss = 0,10—0,15 Aeq. NO_3. Da zudem die Kulturflüssigkeit dieser Kulturen keine oder lenfalls keine nennenswerthe NH_3-Reaction gab, waren unzweifelft das Alanin und das Kreatin als solche aufgenommen worden[1]).

Versuch XXXVI. 19.—22./9. 1896.

Kultur	1.	Leitungswasser allein	—	Controlkultur	
„	2.	1,0 % Traubenzucker		„	
„	3.	0,5 % Kreatin	+	1,0 %	Traubenzucker
„	4.	„ Alanin	+	„	„
„	5.	„ Asparagin	+	„	„

Versuchszeit: 62 Stunden. Temperatur: 14,0—16,0° C.

Resultate.

Auch hier waren die Objecte aus den combinirten Kreatin :w. Alanin-Traubenzucker-Kulturen 3 und 4 ebenso stärkereich vorden wie die Objecte aus der reinen Zuckerkultur 2. Die jecte aus der Kultur 5 enthielten aber nur minimale Stärkengen, aber auffällig sehr viel Eiweiss.

'ersuch XXXVII. 19.—22./9. 1896. Versuch XXXVIII. 23.—26./9. 1896.

Kultur	1.	Leitungswasser allein	—	Controlkultur	
„	2.	2,0 % Rohrzucker		„	
„	3.	0,5 % Kreatin	+	2,0 %	Rohrzucker
„	4.	„ Alanin	+	„	„
„	5.	„ Glykokoll	+	„	„

Versuch XXXVII dauerte 62 Stunden, Versuch XXXVIII 72 Stunden. Temperatur: 16,0—20,0° C.

Die Resultate ergaben, dass Kreatin und Alanin auch nicht t Rohrzucker im Dunkeln bei *Lemna* in Eiweiss umgewandelt ırden; denn in beiden Versuchen, in welchen der Rohrzucker d die benutzten N-haltigen Körper als solche aufgenommen ırden, waren nämlich die Objecte aus den Kulturen 3 und 4

1) Nach P. Wagner (Landw. Versuchsstationen, Bd. XXII) wird Kreatin von ıispflanzen als solches aufgenommen.

ebenso stärkereich geworden als diejenige aus der Controlkultur 2. Die Objecte aus der Kultur 5 enthielten aber nur Spuren von Stärke (in den Seitensprossen), dagegen viel Eiweiss.

Die Resultate sämmtlicher bisher erwähnter Versuche (I bis XXXVIII) sind also kurz zusammengefasst folgende:

Gleichgültig, ob die in den Zellen herrschende osmotische Druckhöhe eine grosse oder geringe ist, wird bei *Lemna* — und dann wahrscheinlich auch bei anderen grünen phanerogamen Pflanzen — im Dunkeln Asparagin nur mit Traubenzucker, nicht mit Rohrzucker, Harnstoff **gleich schnell und energisch mit beiden diesen Zuckerarten**, Glykokoll nicht mit Traubenzucker, sondern mit **Rohrzucker und endlich Leucin, Kreatin und Alanin weder mit Traubenzucker noch mit Rohrzucker in Eiweiss** umgewandelt.

Obwohl aus den Resultaten der Versuche mit Leucin, Kreatin und Alanin nicht gefolgert werden kann, dass diese Stickstoffverbindungen doch unter gewissen Umständen — z. B. wenn die Pflanze belichtet ist oder wenn in der eventuell regenerationsfähigen Zelle ein anderes Kohlenhydrat als Trauben- oder Rohrzucker disponibel ist — nicht direct als Material für die Eiweisssynthese verwendet werden können, ergiebt sich doch daraus, wie aus den Resultaten sämmtlicher bisher erwähnten *Lemna*-Versuche überhaupt, dass, wie übrigens schon in der Einleitung (vergl. p. 424) erwähnt ist, die verschiedenen Amidstoffe als Material für die Eiweisssynthese nicht physiologisch äquivalent sind, weshalb auch die Zweckmässigkeit der von Schulze nachgewiesenen Umwandlung der für diesen Process nicht oder nur wenig geeigneten Stickstoffverbindungen in mehr geeignete eine leicht verständliche wird. In vorliegender Arbeit wurde nicht durch speciell darauf angestellte Versuche die Frage einer näheren Untersuchung unterworfen, inwiefern der verschiedene N-Gehalt der Amidokörper auch einen verschiedenen Werth als Material für die Eiweisssynthese voraussetze; denn dass dies der Fall ist, war nach den vorliegenden zahlreichen Erfahrungen sowohl mit Kohlenhydraten als mit Stickstoffverbindungen gar nicht a priori anzunehmen, wie überhaupt der Nährwerth und andere physiologische Effecte eines Körpers nicht aus der chemischen Structur und aus der chemischen Verwandtschaft vorauszusagen sind.

h) Ammoniumsalze-Traubenzucker.

Versuch XXXIX. 11.—14./9. 1896.

Kultur	1.	Leitungswasser allein — Controlkultur				
„	2.	2,0 %	Traubenzucker			„
„	3.	0,25 %	NH_4Cl			„
„	4.	„	$(NH_4)_2SO_4$			„
„	5.	0,02 %	NH_4Cl	+	2,0 %	Traubenzucker
„	6.	0,25 %	„	+	„	„
„	7.	0,02 %	$(NH_4)_2SO_4$	+	„	„
„	8.	0,25 %	„	+	„	„
„	9.	0,5 %	Asparagin	+	„	„

Versuchszeit: 70 Stunden. Temperatur: 13,2—16,0° C.

Die 0,25 procentigen Salzmengen übten gar keinen schädlichen Einfluss auf die Objecte aus; mikroskopisch betrachtet gewährten diese nach beendigtem Versuche ein vollständig normales Aussehen.

Resultate.

Stärke. Die Objecte aus der reinen Zuckerkultur 2 waren stärkereich geworden; die Objecte aus den Kulturen 5, 6, 7, 8 und 9 enthielten aber nur kleine Spuren von Stärke (in den Seitensprossen). Die Objecte aus den Controlkulturen 1, 3 und 4 waren stärkefrei geblieben.

Zucker. Bei Objecten aus den Kulturen 2, 5, 6, 7, 8 und 9 trat überall directe Reduction hervor.

Eiweiss. Bei Objecten aus den Ammoniumkulturen 5, 6, 7 und 8 waren die Reactionen ebenso stark hervortretend als bei Objecten aus der Asparagin-Zucker-Kultur 9 und viel stärker als bei Objecten aus den Controlkulturen 1, 3 und 4, wo sie kaum zu erkennen waren.

Versuch XL. 15.—18./9. 1896.

Kultur	1.	Leitungswasser allein — Controlkultur				
„	2.	1,0 %	Traubenzucker			„
„	3.	0,02 %	NH_4Cl	+	1,0 %	Traubenzucker
„	4.	0,25 %	„	+	„	„
„	5.	0,02 %	$(NH_4)_2SO_4$	+	„	„
„	6.	0,25 %	„	+	„	„
„	7.	0,5 %	Asparagin	+	„	„

Versuchszeit: 70 Stunden. Temperatur: 13,6—15,0° C.

Resultate.

Wie im Versuch XXXIX.

Stärke. Während Spross- und Wurzelzellen bei Objecten aus der Controlkultur 2 wie gewöhnlich stärkereich waren, trat bei Objecten aus den Kulturen 3, 4, 5, 6 und 7 Stärke nur als Spur auf (in den Seitensprossen).

Zucker. Directe Reduction trat überall ein, nur nicht bei Objecten aus Kultur 1.

Eiweiss. Die Objecte aus den Ammoniumkulturen gaben ebenso intense Reactionen wie die Objecte aus der Asparaginkultur. Objecte aus der Controlkultur 1 gaben keine deutliche Reactionen.

Ferner gaben dieselben Resultate die Versuche XLI (20. bis 24./9. 1896, Versuchszeit: 92 Stunden, Temperatur: 16,9 bis 19,2° C.), XLII und XLIII (27.—29./5. 1897, Versuchszeit: 45 Stunden, Temperatur: 17,5—19,8° C.), in denen die benutzte Menge von salz- und schwefelsaurem Ammoniak eine 0,02- und 0,25procentige, die Zuckermenge theils eine 1,0procentige, theils eine 2,0procentige war. Auch hier war überall in den Ammoniumkulturen der aufgenommene Zucker grösstentheils zur Eiweissbildung benutzt, so wie in den Asparagin-Traubenzucker-Kulturen. Man kann also sagen: Ohne Lichtwirkung wird bei *Lemna* und dann wahrscheinlich auch bei anderen grünen phanerogamen Pflanzen sowohl Chlorammonium als Ammoniumsulfat mit Traubenzucker in Eiweiss umgewandelt. Und diese Eiweissbildung verläuft ebenso energisch wie die entsprechende mit Asparagin, welches Amid demnach in seiner physiologischen Function völlig von den genannten Ammoniumsalzen substituirt werden kann.

Dass Ammoniumsalze (Ammoniumchlorid, -phosphat, -carbonat und -nitrat) mit Zucker zusammen bei den verschiedensten grünen phanerogamen Pflanzen als besonders wirksames Material zur Asparagin- bezw. Eiweissbildung dienen können, ist, wie schon erwähnt (vergl. p. 425), von Kinoshita und Suzuki nachgewiesen worden.

Ob *Lemna* vor der Eiweissbildung von dem aufgenommenen salz- oder schwefelsauren Ammon und Traubenzucker erst Asparagin oder einen anderen Amidokörper als intermediäres Product bildete, oder ob sie die genannten Salze direct zur Eiweissbildung benutzte, wurde in vorliegender Arbeit nicht entschieden.

Mit Kalium- und Natrium-Nitrat Traubenzucker gegenüber wurden zwei Versuche (XLIV und XLV) angestellt.

Diese Versuche ergaben beide, dass *Lemna* im Dunkeln aus den genannten Nitraten und Traubenzucker nicht Eiweiss zu bilden vermöge — jedenfalls in keinem mikrochemisch merkbaren Grade. Da es aber Suzuki inzwischen gelungen ist, nachzuweisen, dass Eiweissbildung aus Nitraten selbst im Dunkeln realisirt wird, wenn nur viel Zucker in den Zellen vorhanden ist (vergl. p. 430), halte ich es für nöthig, die betreffenden Versuche wiederholt anzustellen, ehe sie näher publicirt werden.

Versuchsabtheilung B.

Die Aufnahme der bei der Eiweisssynthese thätigen Factoren war eine fractionirte, d. h. nur ein Factor wurde jedesmal aufgenommen.

Von Kohlenhydraten kam hier nur Traubenzucker zur Anwendung; dieser Zucker wurde zuerst aufgenommen; dann, wenn die Objecte stärkereich geworden waren, erfolgte die Aufnahme der benutzten Amide bezw. Ammoniumsalze. Diese Versuchsmethode war darauf basirt, dass dem Berthollet'schen Principe der Massenwirkung zufolge ein schnellerer Verbrauch von dem bei der Stärkeumwandlung gebildeten direct reducirenden Zucker von einem schnelleren Verschwinden der einmal gespeicherten Stärke begleitet wird; man könnte deshalb, wie schon p. 442 betont ist, auf diese Weise ein relatives Maass für die Leichtheit und die Geschwindigkeit finden, womit aus verschiedenen Amiden oder anderen N-haltigen Körpern in Verbindung mit direct reducirendem Zucker Eiweiss im Dunkeln bei *Lemna* gebildet wird.

Versuch XLVI. 16.—21./9. 1896.

Erst vegetirten die Objecte 63 Stunden (den 16.—19./9.) in einer 2,50 proc. Traubenzuckerlösung und wurden hier stärkereich. Dann wurden sie vorsichtig aber gründlich mit sterilisirtem Wasser abgespült und in folgende Kulturen (zehn möglichst gleichartig entwickelte Exemplare in jede Kultur) übergeführt:

Kultur 1. Leitungswasser allein — Controlkultur
„ 2. 0,5 % Asparagin
„ 3. 1,25 % „

„ 4. 0,05 % Harnstoff
„ 5. 0,5 % „
„ 6. 1,0 % „
Temperatur: 13,3—15,0° C.

Den 21./9. wurden die Objecte aus den verschiedenen Kulturen mit folgenden Resultaten untersucht:

Stärke. Die Controlobjecte aus Kultur 1 waren noch so stärkereich, dass sowohl Sprosse als Wurzeln durch die Jodbehandlung sich ganz und gar tief schwarzblau färbten. Dagegen waren bei Objecten aus Kultur 2 und 4 Hauptsprosse und Wurzeln grösstentheils stärkefrei geworden; bei Objecten aus Kultur 3 und 5 waren nur Spuren von Stärke (in den Seitensprossen) zurückgeblieben und endlich waren die Objecte aus Kultur 6 gänzlich stärkefrei geworden.

Eiweiss. In demselben Maasse, wie die gespeicherten Stärkemassen verkleinert worden waren, war der Reichthum der Objecte an Eiweiss vergrössert. So gaben die Objecte aus Kultur 3 und 5 deutlich stärkere Reactionen als die Objecte aus den Kulturen 2 und 4, und noch kräftiger als bei jenen waren die Reactionen bei den Objecten aus Kultur 6.

Bei Objecten aus den Amidkulturen war ein mehr als 0,10 Aeq. KNO_3 grosser Turgorüberschuss vorhanden, was in Verbindung damit, dass die Kulturflüssigkeit von diesen Kulturen nach beendigter Versuchszeit keine NH_3-Reaction gab, dafür spricht, dass die Amide als solche aufgenommen worden waren.

Versuch XLVII. 22.—26./9. 1896.

Nachdem die Objecte durch einen 48stündigen Aufenthalt in einer 2,50proc. Traubenzuckerlösung stärkereich geworden waren, wurden sie sorgfältig mit destillirtem und sterilisirtem Wasser abgespült und den 24./9. in folgende Kulturen (wie vorhin zehn möglichst gleichartig entwickelte Objecte in jede Kultur) übergeführt:

Kultur 1. Leitungswasser allein — Controlkultur
„ 2. 0,25 % Asparagin
„ 3. „ Harnstoff
„ 4. „ NH_4Cl
„ 5. „ $(NH_4)_2SO_4$
Temperatur: 17,2—20,0° C.

Den 26./9. wurden die Objecte aus den verschiedenen Kulturen it folgenden Resultaten untersucht:

Stärke. Bei den Controlobjecten waren die ursprünglichen ärkemassen in keinem merkbaren Grade verkleinert worden. agegen blieb nur wenig Stärke zurück in den Objecten aus der sparaginkultur, noch weniger in Objecten aus den beiden Am- oniumkulturen und endlich gaben die Objecte aus der Harnstoff- ltur nur Spuren von Stärkereaction (in den Seitensprossen).

Eiweiss. Auch hier waren die Objecte desto reicher an weiss, je mehr die ursprünglichen Stärkemassen verkleinert worden iren. Denn bei Objecten aus der Harnstoffkultur waren die actionen bedeutend stärker als bei Objecten aus den Asparagin- er Ammoniumkulturen, wo sie doch relativ stark waren.

Ganz gleich waren die Resultate von Versuch XLVIII. Dieser ersuch wurde den 2.—6./6. 1897, unter denselben äusseren Be- ngungen, mit derselben Versuchszeit und mit denselben Kulturen e Versuch XLVII angestellt.

Bei *Lemna* — und dann wahrscheinlich auch bei ande- n grünen, phanerogamen Pflanzen — werden also selbst n Dunkeln Asparagin, Harnstoff und Ammoniumchlorid der -sulfat leicht in Eiweiss umgewandelt, wenn direct educirender Zucker in den Zellen disponibel ist. Doch ind die drei letztgenannten N-Verbindungen, jedenfalls er Harnstoff, in dieser Richtung mehr geeignet als As- aragin.

IV. Regenerationsverhältnisse resp. Eiweisssynthese bei *Vicia Faba* L. und *Ricinus communis* L.

Als Objecte dienten hier junge (der Keimstengel beim Be- innen des Versuches ca. 5 cm lang) etiolirte aber kräftige und nöglichst normal entwickelte Keimpflanzen von *Vicia Faba* L. und *Ricinus communis* L. Jedes Object vegetirte in einer Wasser- ultur, die 330 ccm Knop'scher Nährlösung enthielt[1]); die bei der Eiweissbildung thätigen Factoren wurden in destillirtem Wasser elöst und diese Lösung — die Injectionsflüssigkeit — in der

1) Da jeder Versuch gewöhnlich nur 8 Tage dauerte, war diese Menge Nähr- ung vollständig genügend.

p. 435 f. erwähnten Weise steril und direct in den Stengel des voraus ausgehungerten Objectes hineingeleitet. Die bei der Versuchsanstellung wahrgenommenen Cautelen sind an der eben erwähnten Stelle besprochen. Sämmtliche Kulturen verharrten während der Versuchszeit im Dunkeln.

1. Versuche mit *Vicia Faba* L.

a) **Nur der eine von den bei der Eiweisssynthese thätigen Factoren — das Kohlehydrat — wurde zugeleitet, der andere Factor, das Amid — Asparagin — wurde in dem Objecte selbst durch die im Dunkeln fortgesetzten Eiweisszersetzungen gebildet.**

Versuch XLIX. 7.—16./11. 1896.

Die Injectionen waren folgende:

Object 1. 0,5 % Traubenzucker
„ 2. 2,0 % „
„ 3. Destillirtes Wasser allein — Controlobject
„ 4.} Keine Injection — Controlobjecte
„ 5.}

Der Stengel des Objectes 5 war am Grunde mit einem Kautschukbande versehen.

Versuchszeit: 206 Stunden. Temperatur: 15,2—18,4° C.

Resultate.

Zucker. Object 2 enthielt in sämmtlichen Stengelpartien grosse Mengen von direct reducirendem Zucker. Object 1 war aber zuckerarm (der Zucker nur als Spuren in den unteren Stengelpartien vorhanden) und bei den Objecten 3, 4 und 5 konnte irgend eine Reduction nicht hervorgerufen werden.

Asparagin. In den Stengeln der Objecte 3, 4 und 5 war das Auskrystallisiren von Asparagin ein massenhaftes. Im scharfen Gegensatz hierzu zeigten sich in sämmtlichen Stengelpartien bei den Objecten 1 und 2 nur kleine und spärliche Krystalle. Der Unterschied im Asparaginreichthum bei diesen Objecten und bei den erstgenannten war ein unzweifelhafter und erheblicher.

Eiweiss. Die Objecte 1 und 2 gaben, besonders in den oberen und obersten Stengelpartien einen grossen Eiweissreichthum zu erkennen. Bei den Controlobjecten 3, 4 und 5 waren aber die Reactionen schwach und undeutlich.

ıs den verschiedenen Reactionen und deren relativer Er-
eit in den verschiedenen Fällen geht mit Sicherheit hervor,
s in den Objecten sich bildende Asparagin mit dem künstlich
rten Traubenzucker zur Bildung von Eiweiss verbraucht
war. Denn stand solcher Zucker in den Stengelzellen zur
ıng (Object 1 und 2), war der Asparagingehalt dieser er-
verringert worden, der Eiweissgehalt dagegen bedeutend
sert.

Versuch L. 20.—28./2. 1897.

e Injectionen waren folgende:

Object 1. 0,5 % Traubenzucker
" 2. 1,0 % "
" 3. 2,0 % "
" 4. 3,0 % "
" 5. Destillirtes Wasser allein — Controlobject
" 6.} Keine Injection — Controlobjecte
" 7.}

ır Stengel des Objectes 7 war am Grunde mit einem Kaut-
ınde versehen.

ırsuchszeit: 184 Stunden. Temperatur: 14,8—17,9° C.

Resultate.

ıcker. In sämmtlichen Stengelpartien bei den Objecten 3
rat starke und directe Reduction ein; bedeutend schwächer
se bei den Objecten 1 und 2, und bei den Objecten 5, 6
konnte Reduction überhaupt nicht hervorgerufen werden.

ıparagin. Auch hier war der Unterschied zwischen den
ginmengen im Stengel der Controlobjecte 5, 6 und 7 und
im Stengel der Objecte 1, 2, 3 und 4 eine erhebliche und
e; denn während in jenen nach der Alkoholbehandlung
und zahlreiche Asparaginkrystalle ausgeschieden worden
fanden sich in diesem nur wenige und kleine Krystalle.

weiss. Die Reactionen waren stark hervortretend in den
Stengelpartien bei den Objecten 1—4; nur schwach waren
egen bei den Controlobjecten 5, 6 und 7.

ie man sieht, bestätigen die Resultate dieses Versuches
dig die Resultate des Versuches XLIX; denn auch hier
sparagin stark verbraucht worden, wenn Traubenzucker
itig zur Verfügung in den Zellen stand, und da die im

Stengel enthaltenen Eiweissmengen bedeutend mit dem Asparaginverbrauche gesteigert worden waren, musste dieser in der Umbildung des Asparagins in Eiweiss bedingt sein.

Versuch LI. 25./2.–6./3. 1897.

Die Injectionen waren folgende:

Object 1. 1,0 % Traubenzucker.
„ 2. 2,0 % „
„ 3. 1,0 % Rohrzucker
„ 4. 2,0 % „
„ 5. Destillirtes Wasser allein — Controlobject
„ 6.} Keine Injection — Controlobjecte
„ 7.}

Der Stengel des Objectes 7 war am Grunde mit einem Kautschukbande versehen.

Versuchszeit: 210 Stunden. Temperatur: 16,5—18,9° C.

Resultate.

Zucker. Während die eintretende Reduction bei den Objecten 1 und 2 eine directe war, konnte bei Stengeln der Objecte 3 und 4 Reduction erst dann hervorgerufen werden, wenn Stengelschnitte erst eine Zeit lang mit dem Reagens behandelt worden waren. Im Vegetationspunkte mit anstossenden Geweben wurde freilich auch hier directe Reduction beobachtet, diese war aber im Verhältniss zu der Reduction, die später nach erfolgter Inversion eintrat, so schwach, dass sie ganz ausser Betracht gesetzt werden kann. Kommt hierzu, dass die Injectionsflüssigkeit nach Beendigung des Versuches auch keine — jedenfalls keine nennenswerthe — directe Reduction gab, darf man mit Sicherheit schliessen können, dass der zugeleitete Rohrzucker als solcher in den Zellen vorhanden war. Bei sämmtlichen Controlobjecten trat Reduction überhaupt nicht ein.

Asparagin. Sämmtliche Stengeltheile bei den Controlobjecten waren reich an Asparagin; aber ebenso reichlich wie hier war das Auskrystallisiren von Asparagin in den Stengeln der Objecte 3 und 4. Bei den Objecten 1 und 2 waren aber die ausgeschiedenen Asparaginkrystalle nur winzig klein und ihr Auftreten ein sehr sparsames.

Eiweiss. Stark hervortretend waren die Reactionen nur bei den Objecten 1 und 2; sonst waren sie schwach und undeutlich.

ıch dem oben Erwähnten sagen uns also die Resultate dieses hes, dass im Dunkeln auch bei *Vicia Faba* Asparagin in Eiweiss umgebildet wird, wenn nur Rohrzucker direct reducirender Zucker) in den eventuell regenesfähigen Zellen zur Verfügung stehe; dagegen tritt in instimmung mit sämmtlichen früher erwähnten Resultaten solche Eiweissbildung ein, wenn Traubenzucker ıibel war.

Beide bei der Eiweisssynthese wirksamen Factoren n zugeleitet und dann gleichzeitig.

Versuch LII. 21.—28./5. 1897.

:e Injectionen waren folgende:

Object 1. 1,5 % Traubenzucker — Controlobject
„ 2. „ „ + 0,1 % Glutamin
„ 3. „ „ + 0,5 % „
„ 4. 0,1 % Glutamin — Controlobject
„ 5. 0,5 % „ „
„ 6. Destillirtes Wasser allein — Controlobject
„ 7.} Keine Injection — Controlobjecte
„ 8.}

er Stengel des Objectes 8 war am Grunde mit einem Kautande versehen.

ersuchszeit: 167 Stunden. Temperatur: 17,1—19,3° C.

Resultate.

ıcker. Directe Reduction trat im Stengel der Objecte .ervor; dagegen konnte irgend eine Reduction im Stengel der lobjecte 4—8 nicht einmal gespürt werden.

lutamin und Asparagin. Im Stengel der Objecte 1, 2, und 8 kamen nur Asparaginkrystalle zum Vorschein; doch diese bei den Objecten 1—3 incl. in auffälligem Grade und nicht so reichlich vorhanden wie bei den Controln 4—8. In Stengeln der Controlobjecte 4 und 5 waren n ausser grossen Asparaginkrystallen auch zahlreiche, ca. 4 μ Krystallnadeln, von denen einzelne zugespitzt, andere n mehr oder weniger an den Enden abgestumpft waren, :hieden. Die Krystallform war also diejenige des Glutaınd da die Nadeln sich in einer dem Präparate vorsichtig

zugefügten gesättigten Glutaminlösung nicht lösten und dazu nur in den Objecten auftraten, die mit Glutamin (allein) injicirt worden waren, kann es als unzweifelhaft betrachtet werden, dass man hier mit Glutaminkrystallen zu thun hatte. Das Glutamin war also als solches aufgenommen worden.

Eiweiss. Besonders in den oberen Stengelpartien der Objecte 1—3 waren die Reactionen auffällig stark; noch lange nicht so hervortretend waren sie bei den Controlobjecten 4—8.

Da das Glutamin also im Stengel der Objecte 4 und 5 in mikrochemisch leicht nachweisbaren Mengen vorhanden war, während dies nicht der Fall war, wenn, wie bei den Objecten 1, 2 und 3, Traubenzucker gleichzeitig in die Zellen hineingeführt wurde, und da hier auch die Eiweissreactionen auffällig stärker waren als bei jenen Objecten, muss man daraus den Schluss ziehen können, dass bei *Vicia Faba* im Dunkeln auch Glutamin — ebenso wie Asparagin — mit Traubenzucker in Eiweiss umgewandelt wird.

Dieser Versuch gab ausserdem einen ferneren Beweis dafür, dass Asparagin selbst im Dunkeln in Eiweiss umgewandelt wird, wenn nur in den regenerationsfähigen Zellen Traubenzucker gleichzeitig disponibel ist; denn in diesem Falle (bei den Objecten 1—3) waren die im Stengel vorhandenen Asparaginmengen bedeutend kleiner, als wenn Traubenzucker nicht gleichzeitig in den Zellen zugegen war (bei den Controlobjecten 4—8).

Versuch LIII. 22.—31./5. 1897.

Die Injectionen waren folgende:

Object 1. 1,5 % Traubenzucker — Controlobject
" 2. " " + 0,1 % Glutamin
" 3. " Rohrzucker — Controlobject
" 4. " " + 0,1 % Glutamin
" 5. 0,1 % Glutamin — Controlobject
" 6. Destillirtes Wasser allein — Controlobject
" 7.} Keine Injection — Controlobjecte
" 8.}

Der Stengel des Objectes 8 war am Grunde mit einem Kautschukbande versehen.

Versuchszeit: 212 Stunden. Temperatur: 17,1—19,5 ° C.

Resultate.

Zucker. Direct war die Reduction bei den Objecten 1 und 2; gegen trat im Stengel der Objecte 3 und 4 solche erst nach :olgter Inversion ein[1]), was auch der Fall war mit der Kultur-ssigkeit aus diesen Kulturen. Der Rohrzucker war also als lcher aufgenommen und als solcher in den Zellen angehäuft. .e Controlobjecte 5—8 waren zuckerfrei.

Glutamin und Asparagin. Im Stengel der Objecte 4 und 5 ır Glutamin auskrystallisirt und dann ebenso reichlich im Stengel :s Objectes 4, wo neben Glutamin Rohrzucker in den Zellen an-häuft war, als in dem zuckerfreien Stengel des Objectes 5. Irgend n mikrochemisch nachweisbarer Verbrauch von Glutamin konnte so in jenen Objecten nicht stattgefunden haben.

Im Stengel des Objectes 2, wo Traubenzucker neben Glutamin ıfgenommen wurde, gelang es dagegen nicht, dieses Amid zum uskrystallisiren zu bringen. Es war also hier so stark verbraucht ›rden, dass ein Ueberschuss zur Deponirung in den Zellen nicht sponibel wurde.

Die Stengel der Objecte 1 und 2 waren sehr asparaginarm, e übrigen Objecte waren dagegen asparaginreich.

Eiweiss. Auffällig stark waren die Reactionen nur bei den ›jecten (1 und 2), die mit Traubenzucker injicirt worden waren.

Aus dem oben Erwähnten, wie aus den Resultaten der Ver-:he mit *Vicia Faba* überhaupt geht also hervor:

Bei *Vicia Faba* wird im Dunkeln sowohl Asparagin als lutamin zur Eiweissbildung verbraucht, wenn Trauben-cker in den regenerationsfähigen Zellen gleichzeitig sponibel ist. Mit Rohrzucker (nicht direct reduciren-m Zucker) kommt aber keine Eiweissbildung zur Aus-hrung. Jedenfalls erfolgt eine solche dann so wenig ısgiebig, dass sie in energisch wachsenden Organen als :deutungslos angesehen werden muss.

---

1) Ganz bedeutungslos waren die Spuren von directer Reduction, die sich in n obersten Stengelpartien dieser Objecte zu erkennen gaben.

2. Versuche mit *Ricinus communis* L.

In diesen sämmtlichen Versuchen wurden den Objecten beide bei der Eiweisssynthese thätigen Factoren auf einmal zugeführt.

Versuch LIV[1]). 30./1.—13./2. 1897.

Die Injectionen waren folgende:

Object 1. 1,5 % Rohrzucker — Controlobject
„ 2. „ „ + 0,5 % Asparagin
„ 3. 0,5 % Asparagin — Controlobject
„ 4. Destillirtes Wasser allein — Controlobject
„ 5. Keine Injection[2]) — Controlobject

Resultate.

Zucker. Im Stengel der Objecte 1 und 2 trat überall intensive Reduction ein, aber erst nach erfolgter Inversion. Dies war auch der Fall mit der Kulturflüssigkeit dieser Kulturen.

Asparagin. Ebenso massenhaft wie bei Object 3 trat Asparagin in sämmtlichen Stengeltheilen von Object 2 auf — irgend ein Unterschied in dem Asparagingehalt liess sich nicht erkennen. Die Stengel der Controlobjecte 1, 4 und 5 enthielten kein Asparagin.

Eiweiss. Die Reactionen traten überall mit der gleichen Stärke hervor; irgend ein Unterschied in dieser bei den verschiedenen Objecten konnte nicht gespürt werden.

Das Asparagin war also nicht mit dem als solchen aufgenommenen Rohrzucker in Eiweiss umgebildet.

Versuch LV. 6.—15./3. 1897.

Die Injectionen waren folgende:

Object 1. 1,5 % Traubenzucker — Controlobject
„ 2. „ „ + 0,05 % Asparagin

---

1) Unter mehreren Versuchen mit Rohrzuckerinjection gelang es nur in die[illegible] Versuche den Rohrzucker als solchen während der Versuchszeit in den Zellen [illegible] behalten; sonst war dieser Zucker immer unmittelbar nach der Aufnahme in di[e] [illegible] reducirenden Zucker umgewandelt.

2) Controlobjecte mit einem dicht schliessenden Kautschukbande am Gru[nde] des Stengels wurden hier nicht benutzt, weil es sich in den *Vicia*-Versuchen ge[zeigt] hatte, dass der von diesem Bande ausgeübte mechanische Druck in keinem merkba[ren] Grade auf den Stoffwechsel influirte.

Object 3. 0,05 % Asparagin — Controlobject
„ 4. Destillirtes Wasser allein — Controlobject
„ 5. Keine Injection — Controlobject

Den 13./3. Vormittag, also nach 7 Tagen Injectionszeit, wurden die Injectionsapparate entfernt, die Nährlösungen erneuert und die Objecte ohne Injection bis zum Vormittag des 15./3. hingestellt, um dann erst auf den eventuell stattgefundenen relativen Verbrauch von aufgenommenen Amid- und Zuckermengen untersucht zu werden.
Ganze Versuchszeit: 216 Stunden. Temperatur: 17,2—23,1 ° C.

Resultate.

Zucker. Von sämmtlichen Objecten trat directe Reduction oder Reduction überhaupt nur bei den Objecten 1 und 2 ein; im Stengel des Objectes 2 war sie aber noch lange nicht so intensiv wie in sämmtlichen Stengeltheilen bei Object 1.

Asparagin. Bei den Objecten 1, 2, 4 und 5 liess sich Asparagin nicht nachweisen; dagegen enthielt der Stengel des Controlobjectes 3 reichliche Mengen von diesem Amide.

Eiweiss. Während alle Stengeltheile bei den Objecten 3, 4 und 5 nur sehr schwache Eiweissreactionen gaben, waren diese auffällig stark im Stengel des Objectes 2. Schwächer waren sie bei Object 1, wo wahrscheinlich Eiweiss von aufgenommenem Traubenzucker und den im Objecte selbst entstehenden Amiden resp. Amidosäuren gebildet worden war.

Mit dem Verbrauche von Traubenzucker und Asparagin ging also ein grösserer Reichthum an Eiweiss im Stengel Hand in Hand, woraus sich schliessen lässt, dass auch bei *Ricinus* Asparagin selbst im Dunkeln schnell und leicht in Eiweiss umgewandelt wird, wenn Traubenzucker gleichzeitig in den Zellen disponibel ist.

Versuch LVI. 11.—21./3. 1897.

Die Injectionen waren folgende:

Object 1. 1,5 % Traubenzucker — Controlobject
„ 2. „ „ + 0,05 % Glutamin
„ 3. „ „ + 0,5 % „
„ 4. 0,05 % Glutamin — Controlobject
„ 5. 0,5 % „ „

Object 6. Destillirtes Wasser allein — Controlobject
„ 7. Keine Injection „
Versuchszeit: 236 Stunden. Temperatur: 14,2—17,5° C.

Resultate.

Zucker. Starke und directe Reduction gaben nur die Stengel der Objecte 1, 2 und 3. Während sie aber bei Object 1 überall ungefähr gleich stark war, gelang es bei den Objecten 2 und 3 Reduction nur in den unteren, nicht in den oberen Stengeltheilen hervorzurufen.

Glutamin. Nach der Alkoholbehandlung zeigten sich im Stengelparenchym bei den Objecten 4 und 5 reichliche Mengen von denselben nadelförmigen Krystallen, die unter den *Vicia*-Versuchen LII und LIII erwähnt wurden. Diese Krystalle waren auch hier unzweifelhaft Glutamin. Sie hatten die Krystallform des Glutamins, lösten sich nicht in einer gesättigten Glutaminlösung und traten nicht in den übrigen Controlobjecten auf.

Ungeachtet dass Glutamin auch den Objecten 2 und 3 zugeführt und wohl auch hier als solches aufgenommen worden war, konnte es doch in den Zellen nicht nachgewiesen werden. Da aber hier Zucker verbraucht, der Eiweissgehalt aber vergrössert worden war, wird man schliessen können, dass die betreffenden Objecte freilich das Glutamin in sich aufgenommen hatten, dasselbe häufte sich aber nicht in nachweisbaren Mengen in den Zellen auf, weil es schnell und unmittelbar nach der Aufnahme mit dem gleichzeitig aufgenommenen Traubenzucker in Eiweiss umgewandelt wurde.

Die zahlreichen Glutamin-Rohrzucker- und Leucin-Trauben- oder Rohrzucker-Versuche, die ferner mit *Ricinus* angestellt wurden, sollen hier nicht erwähnt werden, theils weil der Rohrzucker unmittelbar nach der Aufnahme in den Zellen sich in direct reducirenden Zucker umwandelte, theils weil die Injectionsflüssigkeiten der Leucinkulturen nach beendigtem Versuche eine nicht geringe Ammoniakreaction zu erkennen gaben.

Wie wir sehen, verhält sich das Glutamin als Material für die Eiweissbildung ganz so wie das Asparagin: es wird leicht und schnell mit Traubenzucker, nicht aber mit Rohrzucker (nicht direct

irendem Zucker), selbst im Dunkeln in Eiweiss umgewandelt. flanzlichen Stoffwechsel sind also mit anderen Worten Glu- . und Asparagin physiologisch gleichwerthig, und darin hat ›hl auch seinen Grund, weshalb diese Amide so oft wie z. B. anchen Keimpflanzen (vergl. p. 421 f.) einander substituiren. ›r machen die obenerwähnten Verhältnisse es verständlich, n in manchen lebhaft wachsenden Organen Glutamin und ragin massenhaft neben auffällig grossen Mengen von Rohr- r oder nicht direct reducirendem Zucker angehäuft zu finden ohne dass deshalb irgend eine Eiweissbildung realisirt werde.

V. Hauptresultate.

Die Resultate sämmtlicher besprochenen Versuche mit *Lemna* ʳ L., *Vicia Faba* L. und *Ricinus communis* L. sind kurz zu- .engefasst wesentlich folgende:

l. Das Licht spielt — jedenfalls im Allgemeinen — e directe Rolle bei der Eiweisssynthese im grünen, erogamen Pflanzenkörper. In diesem wird ohne twirkung und unabhängig von der Jahreszeit, wenn geeignete Vegetationsbedingungen sonst vorhanden Eiweissbildung realisirt, wenn in der lebensthätigen, tuell regenerationsfähigen Zelle

ı) Glutamin, Asparagin, Harnstoff oder Ammonium- :id oder -sulphat mit disponiblem Traubenzucker oder ədenfalls was die vier letztgenannten Stickstoffver- ungen anbelangt — mit dem bei der Stärkelösung bildenden direct reducirenden Zucker zusammen- ıt,

›) Harnstoff oder Glykokoll sich neben disponiblem 'zucker oder wahrscheinlich nicht direct reduciren- Zucker überhaupt befindet.

!. Die chemische Natur des augenblicklich zur Ver- ıg stehenden Kohlenhydrates ist bei der Eiweiss- ıese nicht gleichgültig; von dieser hängt es in erster ɜ ab, ob Eiweissbildung zur Ausführung komme oder t.

ŀ. Die verschiedenen Amide resp. Amidosäuren oder ɛstoffverbindungen überhaupt sind als Material für

die Eiweissbildung nicht physiologisch äquivalent. Am meisten geeignet in dieser Richtung ist Harnstoff, dessen Umwandlung in Eiweiss mit Rohrzucker ebenso energisch erfolgt wie mit Traubenzucker. Dagegen können Leucin, Alanin und Kreatin als solche als geeignetes Material für die Eiweissbildung nicht angesehen werden; denn gleichgültig, ob direct oder nicht direct reducirender Zucker in disponiblen Mengen gleichzeitig in den Zellen angehäuft ist, wird unter sonst für die Eiweissbildung günstigen Umständen aus diesen Stickstoffverbindungen doch ein solcher Process nicht realisirt.

Ås, im März 1899.

Landwirthschaftliche Hochschule Norwegens.

Ueber Stammverwachsungen.

Von

Ernst Küster.

Mit Tafel V und 2 Textabbildungen.

Einleitung.

)ie Zahl der Arbeiten, welche die bei Verwachsung getrennter .e oder Individuen auftretenden Bildungen wissenschaftlich zu ·then suchen, ist keine grosse. Verwachsungen hatten und für die Botaniker vorwiegend Raritäteninteresse, dafür spre- lie in Schausammlungen untergebrachten Stamm- und Wurzel- chsungen.

Vie wenig die wissenschaftliche Seite bisher ausgebeutet wor- st, beweist die geringe Zahl von Untersuchungen, zu welchen llbekannten Vorgänge angeregt haben. — Ich will mich mit [ennung folgender Schriften begnügen: Franke's „Beiträge :enntniss der Wurzelverwachsungen"[1]) beschäftigen sich vor- ich mit den an den Luftwurzeln von *Tecoma*, *Hoya* und *a* eintretenden Verwachsungen. Lindemuth's bekannte t „Ueber vegetative Bastarderzeugung durch Impfung"[2]) be- lt die Vorgänge, die sich beim Pfropfen abspielen, und be- rs eingehend die an Kartoffelknollen gewonnenen Resultate. or's „Experimentelle und histologische Studien über die Er- ıung der Verwachsung im Pflanzenreich"[3]) beschäftigen sich eben- ıauptsächlich mit den an Knollen, fleischigen Wurzeln u. s. w. chteten Erscheinungen. In allen genannten Arbeiten finden :ahlreiche Hinweise auf allerlei in der botanischen Literatur

---

) Cohn's Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, Bd. III.

:) Landw. Jahrb. 1878, H. 6.

:) Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. zu Wien, math.-naturw. Kl., Bd. 100, I, 1891.

verstreute Notizen, die auf das Vorkommen irgend welcher Verwachsungen aufmerksam machen. Es ist nicht meine Absicht, diese Angaben hier zu wiederholen oder zu vermehren, da dem Inhalt dieser Mittheilungen nichts entnommen werden könnte, das für unsere eigenen Beobachtungen, die im Folgenden veröffentlicht werden sollen, bestätigend oder bereichernd wäre.

Die Absicht, in der ich meine Untersuchungen anstellte, war, an Stammverwachsungen verschiedener Art die Wirkungen des Druckes, wie sie allen Verwachsungen vorangehen und diese begleiten, nach Möglichkeit klarzulegen.

Die Anregung zur Behandlung dieses Themas ging von Herrn Geh.-Rath Prof. Schwendener aus, dem ich für die wohlwollende Förderung meiner Untersuchungen zu aufrichtigem Dank verpflichtet bin. Nicht minder schulde ich meinen Dank denjenigen Herren, die durch Ueberlassung des nöthigen Untersuchungsmateriales mir meine Aufgabe erleichterten, Herrn Geh.-Rath Prof. Wittmack und besonders Herrn Prof. F. Schwarz, der mir die verwendbaren Museumsstücke der Forstakademie zu Eberswalde gütigst überliess und weitere werthvolle Proben aus den Eberswalder Forsten mir verschaffte.

Trotz der von verschiedenen Seiten mir entgegengebrachten Unterstützung blieb der Umfang des verfügbaren Materials genug im Verhältniss zu dem, dessen Untersuchung die Mannigfaltigkeit der beobachteten Erscheinungen wünschenswerth erscheinen lassen musste. Wenn aber auch manche der Fragen, die mir bei Behandlung der oben skizzirten Aufgabe begegneten, keine endgültige Erledigung finden konnte, glaube ich immerhin, eine Reihe interessanter Erscheinungen festgestellt zu haben, die eine Veröffentlichung verdienen. —

Wir wollen zunächst im „Speciellen Theil“ über das zu Gebote stehende Material kurz berichten und bei jeder der untersuchten Arten die wichtigsten an ihr gesammelten Beobachtungen mittheilen. Mit grösserer Ausführlichkeit wollen wir auf die allen Arten gemeinschaftlichen Züge im „Allgemeinen Theil“ zurückkommen, der sich nicht nach den verschiedenen untersuchten Gattungen, sondern nach den verschiedenen physiologischen oder physikalischen Vorgängen gliedern soll, die sich beim Verwachsungsprocess abspielen.

A. Specieller Theil.

Die folgenden Mittheilungen beziehen sich auf die anatomischen funde an Verwachsungen von *Ficus*, *Fagus*, *Hedera*, *Platanus* d *Quercus*.

1. *Ficus stipularis*.

Fig. 1, Taf. V veranschaulicht den Querschnitt durch ein ver-chsenes Stammpaar von *Ficus stipularis*. Die Stämmchen haben h an der Contactfläche abgeplattet und an den Flanken haben h (Fig. 1 *RRRR*) leistenförmige Gewebewucherungen der pri-iren Rinde gebildet. Periderm und primäre Rinde sind durch n Druck bis auf geringe Reste herausgequetscht worden. Die llmembranen der Phloëmstrahlen und stellenweise auch die der imären Rinde, so weit diese erhalten geblieben, sind verholzt, und Holzkörper der beiden verwachsenen Stämmchen erscheinen in lge dessen gleichsam durch eine „Brücke" verholzten Gewebes iteinander verbunden. Als unverholzten Rest in diesem einge-rengt finden wir die Bastgruppen *(P)*, an deren Peripherie sich n meristematischer Verdickungsring bildet. Gleiches Gewebe ent-eht an der Aussenseite des verholzten Parenchymgewebes (bei *a a*).

2. *Fagus silvatica*.

Zur Untersuchung kamen Verwachsungen älterer Stämme mit arker Borkebildung. — Die Stelle des stärksten Druckes wird ırch einen grösseren oder kleineren Borkeeinschluss gekenn-ichnet. Auf beiden Seiten des letzteren hat das Cambium unter r Einwirkung des Druckes ein parenchymatisches Gewebe mit rholzten, getüpfelten Zellmembranen entstehen lassen. Hier und sind vereinzelte Libriformfasern eingestreut zu finden, die von rer normalen Richtung parallel zur Stammachse nicht selten er-blich abgelenkt erscheinen.

3. *Hedera helix*.

In allen Fällen wurden Rinden- oder Borkeeinschlüsse ge-unden, an deren Peripherie zuweilen Neubildung von Cambium intritt.

4. *Platanus sp.*

Fig. 5, Taf. V zeigt das charakteristische markstrahlartige Gewebe, das vom Cambium unter Einwirkung des Druckes gebildet wird. — Ein Borkeeinschluss fehlte auch hier nicht.

5. *Quercus sp.*

Der einzige untersuchte Fall von Wurzelverwachsungen erhielt dadurch noch eine besondere Complication, dass die beiden Wurzeläste kreuzweise übereinander gelegen hatten und in dieser Lage die Verwachsung eingegangen waren. Fig. 4, Taf. V stellt einen Halbirungsschnitt durch das Object dar. Als besonders auffällig seien die an der Contactfläche (bei *a a*) auftretenden, sichelartig gekrümmten Libriformfasern erwähnt. An der Stelle des stärksten Druckes finden wir auch hier einen Borkeeinschluss. Der unmittelbar unter ihm liegende Theil des Holzes besteht vorwiegend aus Parenchymzellen.

Um uns nicht durch unnöthige Wiederholungen allzu weit führen zu lassen, beschränken wir uns auf diese knappen Angaben, die zur vorläufigen Orientirung genügen werden.

B. Allgemeiner Theil.

Der Process der Verwachsung ist ein vitaler Vorgang, der sich nur an lebenden Zellen abspielen kann. Er ist ferner ein Wachsthumsvorgang und kann somit nur an wachsthumsfähigen Zellen sich vollziehen. Zellen, die ihr Wachsthum endgültig eingestellt haben — z. B. Zellen mit verholzten Membranen — können nicht miteinander verwachsen.

Dass unter Umständen auch die Epidermis verwachsungsfähig ist, lehren Franke's Beobachtungen, auf die wir Eingangs bereits hinwiesen. Ueber die Verwachsung der Luftwurzeln von *Hoya carnosa* sagt Franke (a. a. O., p. 324): „Nähern sich[1]) zwei Beiwurzeln, so wachsen ihre Epidermiszellen in Papillen aus, in den meisten Fällen sehr regelmässig. Sie stossen endlich von entgegengesetzten Seiten aus aufeinander, platten sich eckig ab

1) Annäherung allein dürfte wohl nicht genügen.

verwachsen miteinander.“ Aehnliche Vorgänge beobachtete ınke an den Luftwurzeln von *Hedera helix.* —

Ist Periderm- oder bereits Borkebildung an Stämmen oder rzeln eingetreten, so bilden todte Zellen die äussere Umhüllung diesen. Soll trotzdem eine Verwachsung der Stämme oder rzeln eintreten, so müssen die todten Gewebeschichten — wenigs stellenweise — entfernt werden. Diese Freilegung lebendiger, hsthums- und verwachsungsfähiger Zellschichten wird durch den ck erreicht, den zwei sich berührende und bei weiter fort'eitendem Dickenwachsthum immer stärker sich pressende nme oder Wurzeln aufeinander ausüben müssen. Jeder Verhsung muss somit eine Beseitigung des Periderms und der ke vorausgehen: zu dieser Beseitigung selbst ist Druck, oft er Druck erforderlich.

Vornehmlich Druckwirkungen, in ihrer verschiedenen Art sich verschiedenen Geweben zu äussern, werden uns in den vorenden Mittheilungen zu beschäftigen haben: durch den Druck ın wir zunächst die Stämme oder Wurzeln prismatisch sich abten und die Markstrahlen ihre Richtung ändern, durch den ck sehen wir die Thätigkeit der theilungsfähigen Gewebe in nartiger Weise modificirt, durch den Druck werden auffällige lagerungen in den Geweben herbeigeführt, werden primäre, ındäre Rinde und Cambium blossgelegt und zur Verwachsung ihigt. Ueberall stossen wir auf Druckwirkungen physikalischer r rein physiologischer Natur, zu deren eingehender Erörterung nunmehr übergehen wollen. —

In der Natur spielen sich manche Vorgänge, die wir nachınder beschreiben müssen, oft zum Theil gleichzeitig ab. ine Wiederholungen werden in Folge dessen im Interesse der ıtlichkeit unvermeidlich sein.

1. Abplattung.

Als eine der ersten sichtbaren Wirkungen des Druckes hat en der Ablenkung der Markstrahlen die Abplattung der geckten Stämme zu gelten.

Die Abplattung erfolgt dadurch, dass die dem Druck ausetzten Theile das Maass ihres Dickenwachsthums erheblich absetzen, indem die Wachsthumsintensität annähernd umgekehrt 'portional dem auf das Cambium einwirkenden Drucke ist. Als

besonders lehrreiches Beispiel sei *Hedera helix* genannt: die Stämme, die parallel nebeneinander an die Felswände angeschmiegt sind, platten sich oft zu prismatischen Körpern ab und deformiren sich jahrelang durch gegenseitigen Druck, ehe eine Verwachsung erfolgt.

Anders wird bei *Ficus stipularis* dasselbe Ziel erreicht. Neben der Herabsetzung der cambialen Wachsthumsthätigkeit an den gedrückten Stellen beobachten wir hier eine Steigerung des Wachsthums der primären Rinde an den Flanken. Fig. 1, Taf. V zeigt besser, als es durch Beschreibung klar gemacht werden könnte, wie die Wucherungen der Rinde (in der Abbildung bei *R R R R*) gleichzeitig mit der Abnahme des Cambiumwachsthums eine Abplattung der Sprosse herbeiführen. Es entstehen leistenähnliche Vorwölbungen auf beiden Seiten beider Individuen, und gerade an den Stellen gesteigerten Rindenwachsthums pflegt am ehesten die Verwachsung der beiden Individuen einzutreten. — Bei den von Franke studirten Wurzeln scheint eine ähnliche Wucherung des Rindengewebes nicht vorzukommen.

Interessant werden uns die soeben beschriebenen Wachsthumsvorgänge noch dadurch, dass die Rinde ausgewachsener Stammtheile im Allgemeinen nur passiv d. h. angeregt durch mechanischen Zug zu wachsen pflegt. Der vorliegende Fall macht nur scheinbar eine Ausnahme. In Wirklichkeit richtet sich auch hier die Rinde mit ihrem Wachsthum nach den mechanischen Componenten, welche infolge des radialen Druckes ein seitliches Ausweichen der Rinde bedingen.

2. Verholzung.

Eigenartige Vorgänge und Veränderungen an dem vorhandenen Gewebematerial beobachtete ich bei der Verwachsung von *Ficus*-Stämmchen.

Sobald an einer oder mehreren Stellen durch Abschürfung der Epidermis oder des Periderms verwachsungsfähige Gewebeschichten aufeinander getroffen sind, erfolgt an diesen Stellen Verschmelzung der blossgelegten Gewebe, und bald darauf vollzieht sich im Markstrahlgewebe des Phloëms ein überraschender Vorgang: die Membranen verdicken sich ein wenig, nehmen Tüpfelung an und verholzen. Der Verholzung, die immer mehr um sich greift, verfallen schliesslich auch die zwischen den verwachsenen Stammindividuen liegenden Theile der primären Rinde. Meist beginnt die Verholzung im Markstrahl, in selteneren Fällen bilden sich in der

primären Rinde isolirte Gruppen verholzter Zellen, wie Fig. 2, Taf. V veranschaulichen soll. Unweit von dem Peridermeinschluss *P*, in dessen Nähe einige regellose Zelltheilungen stattgefunden haben, sehen wir bei *h* eine Gruppe starkwandiger, verholzter Rindenzellen im unverholzten Parenchym eingesprengt.

Am Ende des Verholzungsvorganges sehen wir die Holzkörper der beiden *Ficus*-Stämmchen durch eine Schicht verholzten Parenchymgewebes miteinander verbunden. Unverholzt in diesem bleiben die Bastgruppen selbst, auch die Bastfasern.

An älteren Stämmchen verholzen die Zellen der Phloëmstrahlen und der primären Rinde auch ohne Druckwirkungen und ohne Verwachsung. Gleichwohl haben wir in den soeben beschriebenen Vorgängen eine physiologische Wirkung des Druckes zu erkennen, als an den gedrückten Theilen der *Ficus*-Stämmchen die Verholzung der genannten Gewebearten ungleich früher eintritt als an denjenigen, die keinem Drucke unterliegen.

3. Rinden- und Borkeeinschlüsse.

Sehen wir von den in Franke's Arbeit beschriebenen Fällen ab, so finden wir als Norm, dass jeder Verwachsung eine Zerstörung der oberflächlichen Zellschichten vorausgeht. Bei *Ficus stipularis* verwachsen bereits die primären Rindenschichten miteinander; complicirter sind die Vorgänge bei den anderen untersuchten Gewächsen. Bei ihnen spielt das Cambium die Hauptrolle, wie wir später noch zu untersuchen haben werden.

Die Vermuthung liegt nahe, dass unter geeigneten Umständen
ie Beseitigung der Gewebe allenthalben auf der Contactfläche bis
ı den Cambien beider Stämme fortschreitet und durch Ver-
achsung der Cambien die Verwachsung der beiden Stämme perfect
rd. — In der Natur scheint dieser Fall niemals einzutreten.
ıf allen Verwachsungsstücken, die ich mikroskopisch untersuchte
er makroskopisch betrachtete, fanden sich zwischen beiden Cam-
n ein oder mehrere Einschlüsse von Rinden- oder Borkengewebe.
ld handelte es sich um Einschlüsse von Handbreite, bald um
roskopische Gewebereste, — niemals fehlten sie ganz. Gutes
erial zu ihrem Studium boten besonders *Ficus stipularis* und
era helix. Wie bereits oben erörtert wurde, finden wir bei
us eingeschaltet im verholzten Parenchymgewebe eine oder
ere Bastgruppen. Finden wir neben dem Bast auch noch

Peridermreste und in Folge dessen offene Lücken und Spalten zwischen den beiden Stämmen, so müssen wir uns diese Einschlüsse so entstanden denken, dass stellenweise die Ablösung und Entfernung der Peridermschichten nicht geglückt ist, dass Verwachsung nur dort eintreten konnte, wo die Zerstörung des Periderms gründlicher erfolgte und Rindengewebe bloss gelegt wurde.

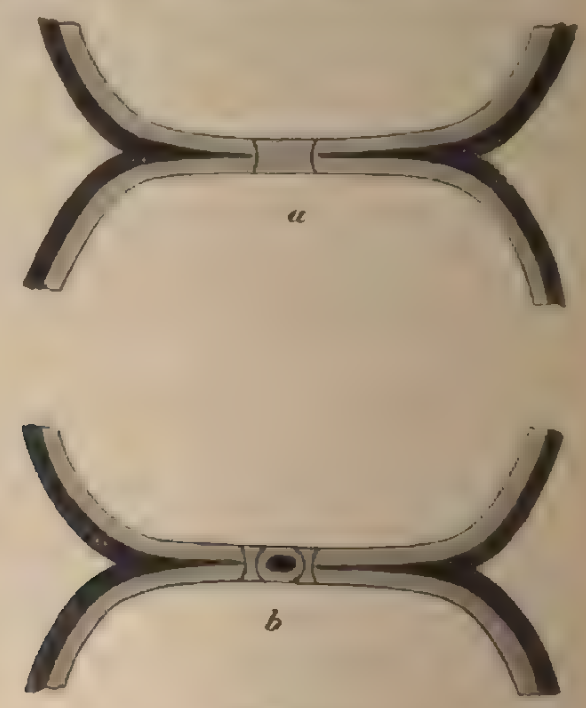


Fig. 1 *a* und *b*.
Querschnitte durch verwachsene Stammpaare von *Hedera helix*. Schematisirt. Die dunkel schattirte Zone stellt die Borke dar, die heller schattirte Zone die Rinde. Die schwarz eingetragene Linie soll das Cambium andeuten. Bei *a* sind die Rindengewebe beider Stämme nur an einer Stelle aufeinander getroffen. Bei *b* sind dieselben Gewebe an zwei Stellen miteinander verschmolzen. In der Mitte liegt in Folge dessen ein Borkeeinschluss.

Zum Theil anders als *Ficus* verhält sich hinsichtlich der Rinden- und Borkeeinschlüsse *Hedera*. Am leichtesten orientiren wir uns über sie an möglichst kleinen Einschlüssen, die erst bei mikroskopischer Betrachtung sichtbar werden.

Fig. 1 zeigt schematisirt den Querschnitt durch zwei verwachsene Epheustammpaare. Die dunkel gezeichnete Schicht, welche

Stämme umhüllt und sie an den abgeplatteten Seiten fast
ıthalben von einander trennt, soll die Borke darstellen. Minder
zel ist die nach innen folgende Zone, die Rinde, schattirt. Ist
ıdwo, beispielsweise in der Mitte, an der Stelle stärksten
ckes die Borke entfernt worden, und die lebendige Rinde des
n Individuums mit der des andern in Berührung gekommen
gl. Fig. 1 *a*), so verwachsen an dieser Stelle die Stämme mit-
nder. Die hierauf folgenden Vorgänge hat man sich folgender-
sen vorzustellen. In den verwachsenen Rindentheilen bilden
im Anschluss an die Verdickungsringe der beiden Stämme
Cambiumzonen. In den Abbildungen sind die primären
ıbien wie die secundär entstandenen Verbindungsstücke zwischen
n als schwarze Linien eingezeichnet. — Durch die intensive
:hsthumsthätigkeit der neu entstandenen Cambiumtheile werden
zwischen den beiden verwachsenen Stämmen liegenden Rinden-
Borkemassen herausgeschoben. Nur der zwischen den Cambien
ınde Theil der Rinde bleibt naturgemäss erhalten und ist der
ige Geweberest, der als Rindeneinschluss im Holzgewebe ein-
ırengt zu finden ist. Er ist natürlich um so voluminöser, in je
serer Entfernung von einander die neuen Cambiumzonen ent-
en. Entsprechend der oft unregelmässig gebuchteten Form der
teren zeigt er in seinem Umriss grosse Mannigfaltigkeit.

Nicht immer vollzieht sich die Bildung des Rindeneinschlusses
die Entstehung neuer Cambien nach demselben hier skizzirten
ema. Werden beispielsweise an zwei Stellen die Rindengewebe
ıs gelegt und kommt auf diese Weise ein Einschluss todten
kengewebes zu Stande (vergl. Fig. 1 *b*), so bildet sich häufig um
letzteren ein Cambiumring, durch dessen energische Wachsthums-
:igkeit der Borkeeinschluss zusammengedrückt wird, bis der
n grosse Gegendruck der Thätigkeit dieses Verdickungsringes
Ende macht. Ebenfalls in dem Rindengewebe entstehen des
:eren noch zwei neue Cambiumschichten, die den zuerst be-
iebenen, in Fig. 1 *a* veranschaulichten Bildungen entsprechen.

Die für den Epheu beschriebenen Vorgänge wiederholen sich
h bei der Buche und Eiche. Nur die Bildung eines Cambium-
ges um Borkeeinschlüsse konnte ich bei den letzteren nicht
hweisen.

Risse und Lücken im Borkeeinschluss werden bei *Hedera* und
gus durch hineinwucherndes Cambium und von den Xylem-
ducten des letzteren gefüllt.

Auf die Neubildungen von Cambium werden wir im folgenden Abschnitt nochmals einzugehen haben.

4. Wirkungen des Druckes auf das Cambium.

Aehnliche Fragen wie die in der Ueberschrift unseres Capitels angedeuteten hat Krabbe sich im Anschluss an die Sachs-de Vries'sche Lehre von den Ursachen der Jahresringbildung gestellt und in seiner Arbeit „Ueber das Wachsthum des Verdickungsringes und der jungen Holzzellen"[1]) eingehend behandelt.

Auf Coniferen- und Laubholzstämme liess Krabbe in radialer Richtung einen Druck von 10 bis 15 und 17 Atmosphären einwirken und ermittelte alsdann die Abweichungen im Verhalten des Cambiums und der jugendlichen Holzzellen vom normalen Verlauf ihrer Wachsthumsthätigkeit. Da wegen Mangels an geeignetem Material die Coniferen von unseren Betrachtungen ausgeschlossen bleiben mussten, werden uns besonders Krabbes Beobachtungen an Laubhölzern interessiren und zu Vergleichen mit unseren eigenen Resultaten anregen. Krabbe constatirte unter anderem Folgendes (a. a. O., p. 70):

„Die Kraft, mit der das Dickenwachsthum unserer Laubhölzer vor sich geht, beträgt mindestens 15 Atmosphären."

„Eine Wachsthumskraft von 12—15 Atmosphären ist auch noch zur Zeit der Herbstholzbildung vorhanden."

„Durch genügende Rindendrucksteigerung wird die radial elliptische Querschnittsform der Gefässe in die Kreisform übergeführt. Um diese Form zu erlangen, muss von einer Steigerung des Rindendruckes das radiale Wachsthum der Gefässe in viel höherem Maasse beeinflusst werden, als das tangentiale."

„Sobald der Rindendruck eine bestimmte Höhe (im Allgemeinen zehn Atmosphären) überschreitet, tritt in einer Zone der Rinde, deren Lage von der Grösse des Druckes abhängt, ein lebhaftes, actives Wachsthum ein, indem ein Kork erzeugendes Meristem zur Entstehung gelangt."

Krabbe stellte ferner fest, dass im Cambiumringe das Verhältniss zwischen Wachsthum und Zelltheilung (Bildung tangentialer Wände) von der Rindendrucksteigerung unberührt bleibt (a. a. O., p. 58), dass aber die Zellen des jugendlichen Holzes sich lebhafter theilen und englumiger werden als unter normalen Verhältnissen

1) Abhandl. d. kgl. preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1884.

Wie hieraus ersichtlich ist, sind die von Krabbe hervorgerufenen Veränderungen im Bau des Holzes nur von untergeordneter Bedeutung im Vergleich zu den Modificationen, die wir im „Speciellen Theil“ bereits andeutungsweise zur Sprache bringen mussten und die im Folgenden uns etwas eingehender beschäftigen sollen.

a) Segmentirung der Cambiumzellen.

Die Vorgänge, die mit der Verwachsung selbst in irgend welchem Zusammenhang stehen, wollen wir vorläufig ganz aus dem Spiele lassen und vielmehr den anatomischen Aufbau derjenigen Theile zu ermitteln suchen, die dauernd vor einer Verwachsung geschützt bleiben. — Wenn ältere Stämme miteinander verwachsen, so tritt, wie wir bereits sahen, die Verschmelzung der beiden Individuen nicht überall an der durch Abplattung entstandenen Berührungsfläche ein, sondern es bleibt an einer oder mehreren Stellen — fast immer an der Stelle stärksten Druckes, die auf einer Verbindungslinie der beiden Markcentren zu suchen ist — Borkengewebe erhalten, das die Verwachsung stellenweise hindert. Eben weil an dieser Stelle die Druckwirkungen am energischsten zur Geltung kommen, so dürfen wir hier, wenn überhaupt, am ehesten eine durch Druck veranlasste Modification des Holzgewebes erwarten.

Für die Wachsthumsthätigkeit des beiderseits unter der eingeschlossenen Borke vorhandenen Cambiums steht nur ein enger Raum zur Verfügung, der höchstens durch Sprengung bereits verwachsener Gewebepartien eine nachträgliche Erweiterung erfahren könnte. Dieser Fall tritt, so weit meine Erfahrungen reichen, in Wirklichkeit niemals ein, und es versteht sich hiernach wohl von selbst, dass die Cambien unter dem Borkeeinschluss schliesslich ihr Wachsthum gänzlich sistiren. Auch durch künstliche Erhöhung des Rindendruckes brachte Krabbe die Cambien der untersuchten Bäume dazu, ihr Wachsthum zunächst zu verlangsamen und schliesslich völlig einzustellen.

Bei den meisten von mir studirten Bäumen bleibt die Thätigkeit des Cambiums nicht bis an ihr Ende normal hinsichtlich der Art ihrer Producte; bevor das Cambium unter den Borkeeinschlüssen sein Wachsthum einstellt, giebt es einer mehr oder weniger mächtigen Schicht stark

modificirten Holzgewebes ihre Entstehung. Analoge Bildungen wurden von Krabbe niemals beobachtet.

Die wichtigste Veränderung in der Structur des Holzgewebes sehe ich darin, dass dieses seine normale mannigfaltige Zusammensetzung aus parenchymatischen und prosenchymatischen Zellelementen aufgiebt und zu einem Parenchymgewebe wird.

Bleiben wir zunächst bei der Buche. — Die Buche gehört zu denjenigen Dikotylen, deren Rinde sich durch den Besitz eines „mechanischen Ringes", wie er bekanntlich bei den Monokotyledonen ausserordentlich verbreitet ist, auszeichnen. Tschirch hat über die Construction der in der Rinde und dem Markstrahlengewebe der Buche und anderer Gewächse auftretenden mechanischen Zellen eingehende Mittheilungen veröffentlicht[1]). „Schon der einjährige Spross dieser Pflanze (der Buche) zeigt in der Rinde einen aus Stereïden und tangential gestreckten Bracheïden gemischten Ring. An den Stellen, wo ein 4—5 Zellreihen breiter Markstrahl an das Leptom tritt, senkt sich der gemischte Ring wie ein Gewölbe etwas bogenförmig nach innen und besitzt schon in diesem Stadium radial gestreckte Brachysklereïden. Bei einem dreijährigen Zweige ist die Sklerose der Radialzellen des Rindenstrahls schon so weit vorgeschritten, dass ein förmlicher „Zapfen oder Pfropf" entstanden ist, der schon über das Cambium hinaus bis in den Markstrahl hineinreicht, und an einer alten Rinde ist der Markstrahl bis tief ins Holz hinein sklerotisch geworden. Färbt man auf einem Querschnittspräparat mit Phloroglucin und Salzsäure die verholzten Gewebetheile, so sieht man deutlich, wie der verholzte Theil des Phloëmstrahls keilförmig nach unten sich zuspitzt. und wie eine dünne Lage zartwandiger Cambiumzellen seine keilförmige Basis von den Zellen des Xylemstrahls trennt, dessen verholztes Gewebe entsprechend keilförmig vertieft erscheint." — Fassen wir mit Tschirch die von ihm beschriebenen Complexe dickwandiger, verholzter Zellen als widerstandsfähige Gewölbeconstruction auf, so müssen wir uns vergegenwärtigen, dass die Pfeiler des Gewölbes auf den zartwandigen Zellelementen des Markstrahlcambiums aufruhen, — eine Einrichtung, die schlechterdings als unzweckmässig zu bezeichnen wäre, wenn Tschirch's Auffassung von den beschriebenen Gruppen dickwandiger Zellen

1) „Beiträge zur Kenntniss des mechanischen Gewebesystems." Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XVI, 1885, p. 329.

als mechanisch wirksamer Gewölbe und Pfeiler zu Recht bestehen soll, — eine Einrichtung, derentwegen uns die Richtigkeit der von Tschirch gegebenen Deutung noch nicht endgültig erwiesen zu sein scheint. Wie dem auch sei, in jedem Falle wird, wenn von aussen Druck auf die Rinde einwirkt, seine Wirkung sich auf die Fundamente der besagten Gewölbpfeiler concentriren oder doch zum Mindesten in ihnen am deutlichsten sich geltend machen müssen.

In der That werden durch die mechanischen Wirkungen der widerstandsfähigen Bracheïdenkeile dem unter Druck weiterwachsenden Holzkörper deutliche longitudinal verlaufende Vertiefungen aufgenöthigt. Zwischen den Bracheïdenpfeilern sehen wir den wachsenden Holzkörper gleichsam hervorquellen, denn zwischen ihnen findet die Wachsthumsthätigkeit des Cambiums verhältnissmässig geringen Widerstand.

Auffallend ist der anatomische Aufbau des unter starkem Druck entstandenen Holzgewebes. Statt eines aus Libriformfasern, Gefässen und Parenchymzellen gemischten Xylems finden wir in den äusseren Partien des Holzkörpers und in den besagten Vorwölbungen ein homogenes Gewebe parenchymatischer Zellen mit mässig verdickten, getüpfelten und verholzten Membranen. Das unter den Bracheïdenkeilen liegende Gewebe, das den Mündungen der Xylemstrahlen entsprechen muss, unterscheidet sich in nichts mehr von den andern umliegenden Gewebetheilen. Wir müssen weit zurück gehen, um die letzten Libriformfasern oder Gefässe zu finden.

Hiernach wird der Schluss gestattet sein, dass das ehemals vorhandene prosenchymatische Cambium sich durch Segmentirung seiner einzelnen Zellen zu einem parenchymatischen Meristem umgewandelt hat. Wir dürfen für diese Verwandlungen nichts anderes als den Druck verantwortlich machen.

Noch einige Augenblicke wollen wir bei demselben Object verweilen. — Schon eine oberflächliche Durchmusterung der Präparate lehrt, dass die Zellen des „Parenchymholzes", wie wir kurz das in Rede stehende modificirte Xylem nennen wollen, in radiale Reihen geordnet sind, die der Thätigkeit bestimmter Meristemzellen entsprechen und mit den Reihen des normalen Xylemgewebes correspondiren. Schwieriger festzustellen wäre, wo die Grenze zwischen normalem und modificirtem Holzgewebe liegt. Eine scharfe Sonderung fehlt bei der Buche. Wir sehen Libriformfasern mit stark

verdickten Wänden allmählich den Charakter mechanischer Zellen aufgeben und sehen, wie die prosenchymatischen Zellen immer reichlicher durch parenchymatische ersetzt werden. Viel weiter zurück liegt die Grenze, an welcher normal entwickelte Gefässe zum letzten Mal auftreten.

An den Stellen gemässigteren Druckes suchen wir typisches Parenchymholz vergebens. Zwischen dem homogenen, parenchymatischen Gewebe sehen wir oft eine oder mehrere Reihen echter Libriformfasern bis zu der Grenze vordringen, die das Ende jeglichen Cambiumwachsthums bedeutet. In Fällen wie diesen behalten, mit anderen Worten, Theile des Cambiums ihren prosenchymatischen Charakter bei, während in ihrer Nachbarschaft allenthalben Zerlegung der Cambiumzellen in parenchymatische Elemente erfolgt.

Bei allen Wachsthumsmodificationen, die wir unter Einwirkung des Druckes entstehen sehen, herrscht die grösste Mannigfaltigkeit. Nur an verhältnissmässig wenigen Punkten gelingt es dem Beobachter, das Gesetz, das die Modification der Wachsthumsvorgänge regelt, zwar nicht zu ergründen, aber doch in seinen allezeit sich wiederholenden Folgen als solches zu erkennen. Gerade die Segmentirung der Cambiumzellen gehört zu den Vorgängen, die wir gesetzmässig wiederkehren sehen, und deren Studium uns darum mehr befriedigt, als die Registrirung seltsamer, aber uns unverständlicher Einzelvorkommnisse.

Zu neuen Beobachtungen führt uns das Verhalten des Cambiums bei der Platane. Ueberraschend ist zunächst der üppige Fortgang des Wachsthums und der Zelltheilung unter der Einwirkung des Druckes. Auch hier sehen wir parenchymatisches Gewebe entstehen, das fast unvermittelt an das normale Holz sich anschliesst (vergl. Fig. 5, Taf. V). Auf normal entwickeltes Xylem sehen wir eine mächtige Schicht radial gestreckter, verholzter und sehr reich getüpfelter Parenchymzellen folgen. Nur hier und da wird die Anlage weiterer Libriformfasern noch fortgesetzt, und auf dem Querschnittsbild sehen wir die von diesen gebildeten Gruppen gleich schmalen Keilen in die Hauptmasse des Parenchymholzes sich vorschieben. Schliesslich findet auch an diesen beschränkten Stellen die Bildung prosenchymatischer Zellen ihr Ende.

Die Segmentirung der Cambiumzellen zu meristematischen Parenchymzellen können wir bei Buche und Platane gleich deutlich verfolgen; trotzdem ist das anatomische Bild der entsprechenden

Gewebetheile bei beiden Bäumen durchaus verschieden. Bei der Platane fällt uns neben anderem die scharfe Grenze des Parenchymholzes auf, die vereinzelten Keile normalen Libriformgewebes, die porösen Wände der Parenchymholzzellen und besonders ihre auffällige Streckung in der Richtung des Baumradius und der Richtung des Druckes. Bei der Buche waren die Zellen des Parenchymholzes isodiametrisch oder in tangentialer Richtung — also senkrecht zur Richtung des Druckes — gestreckt. Wir wollen bei dieser Gelegenheit uns daran erinnern, dass für alle Erscheinungen, mit welchen wir es augenblicklich zu thun haben, der mechanische Druck nicht die physikalische Ursache ist, sondern nur den Anstoss, die Anregung zu bestimmten Bildungen giebt, deren Ursachen wir in der Beschaffenheit des Plasmas gegeben annehmen müssen, und die daher für uns nicht ergründbar sind. Der Druck giebt dem Plasma die Anregung dazu, in dieser oder jener Weise zu reagiren, die Segmentirung der Cambiumzellen zu veranlassen, oder den radial gestreckten Parenchymholzzellen Entstehung zu geben. Bildungen dieser Art mechanisch erklären zu wollen, kann daher nicht unsere Aufgabe sein. Wir werden später Zellformen zu behandeln haben, bei welchen eine mechanische Erklärung ihres Entstehens gestattet ist und nicht unversucht bleiben soll.

In Kürze sei noch auf *Ficus* und *Quercus* hingewiesen.

Bei *Ficus* geht das Cambium fast unvermittelt in parenchymatisches Meristem über. In vereinzelten Fällen sieht man hier und da eine Reihe Libriformfasern bis zum Rand des Parenchymholzes vordringen. Fig. 3, Taf. V stellt einen Theil des letzteren nebst einigen Zellschichten des normalen Xylemgewebes dar.

Bei Eichenwurzeln unterscheidet man an stark gedrückten Stellen eine deutlich markirte Grenze, an welcher auffallend englumige Gefässe zu entstehen beginnen. Mehr nach aussen treten allmählich die Libriformfasern mehr und mehr gegen Parenchymgewebe zurück. Zur Bildung eines gänzlich homogenen Parenchymholzes kam es in dem von mir untersuchten Falle nicht. Auch in den letzten Zellschichten, die vor endgültiger Wachsthumssistirung gebildet werden, sind vereinzelt eingestreute Libriformfasern zu finden.

Bei allen bisher genannten Pflanzen sehen wir das, worauf es uns augenblicklich besonders ankommt, in verschiedenen Modificationen wiederkehren. Wesentlich verschieden von ihrem Ver-

halten sind die bei *Hedera helix* sich abspielenden Wachsthumsvorgänge. Auch an den Stellen stärksten Druckes behält das Cambium stets den Charakter eines solchen bei, seine Prosenchymzellen werden nicht segmentirt, das von ihm producirte Holz unterscheidet sich kaum von dem unter normalen Verhältnissen entstandenen.

Ehe wir uns neuen Fragen zuwenden, müssen wir noch einen Blick auf die schon erwähnten Resultate Krabbe's werfen. – Es unterliegt offenbar keinem Zweifel, dass der Druck allein zur Bildung der von ihm und mir beschriebenen, modificirten Zell- und Gewebeformen die Anregung gegeben hat. Wie soll man sich hiernach die Verschiedenheit zwischen seinen und meinen Beobachtungen erklären? Die Verschiedenheit der untersuchten Gattungen — *Fagus* ist das einzige, gemeinschaftliche Object — wird hierzu nicht ausreichen. Der ausschlaggebende Grund wird meines Erachtens in der Methode Krabbe's zu suchen sein, bezw. in der Art, wie bei Verwachsungen der Druck sich zur Wirkung bringt.

Es ist nicht meine Absicht, Krabbe's Methoden hier in extenso zu schildern. Es genüge, daran zu erinnern, dass von ihm eigens dazu construirte Ketten um die Bäume gelegt wurden, und angehängte Gewichte den nöthigen Druck zu Stande kommen liessen. Näheres über sein Verfahren möge man in der Originalabhandlung nachlesen. — In den von mir untersuchten Fällen drücken sich Bäume oder Wurzeln gegenseitig erst nur wenig, dann in jahrelang anhaltendem crescendo immer mehr und schliesslich so stark, dass die Thätigkeit des Cambiums gänzlich sistirt wird, und mindestens die nach Krabbe erforderliche Druckstärke von 11—17 Atmosphären erreicht gewesen sein muss.

Vielleicht wird hierin die Verschiedenheit unserer Beobachtungen begründet sein. Einen besseren Erklärungsversuch wüsste ich nicht beizubringen.

b) Neubildung von Cambien und Meristemen.

Wie bereits die oben angeführten Stellen aus Krabbe's Arbeit ersehen lassen, beobachtete der genannte Forscher in de Rinde der Laubhölzer bei starkem Druck die Bildung eines K meristems. Entsprechende Vorgänge habe ich an den von m untersuchten Stücken nicht gefunden, gleichwohl wollte ich mit d Schilderung der von mir beobachteten Fälle von Cambium- öd

Meristem-Neubildung an das von Krabbe beschriebene Phänomen anknüpfen.

Ich beginne mit den bei *Ficus stipularis* beobachteten Vorgängen und verweise auf das, was in früheren Abschnitten über diese Art bereits gesagt wurde. Fig. 1, Taf. V zeigt bei *P* eine ringsum von verholztem Gewebe umschlossene Phloëminsel. Die innersten Zellschichten des verholzten Gewebes zeigen unverkennbare radiale Anordnung und beweisen uns dadurch, dass ein meristematischer Verdickungsring die Phloëmgruppe umschlossen und eine Zeit lang parenchymatisches Gewebe producirt haben muss. Dem Wachsthum und der Zelltheilung dieses Verdickungsringes verdanken die radial geordneten Parenchymzellreihen ihre Entstehung. Auf der dem Xylem des zugehörigen, in der Abbildung mit *B* bezeichneten Sprosses zugewandten Seite beweist die Correspondenz der erwähnten parenchymatischen Zellreihen und der des normalen Holzes, dass an dieser Seite das ehemalige Cambium, das durch Segmentirung seiner einzelnen Zellen zu einem parenchymatischen Meristem geworden, weiter thätig war (vergl. auch Fig. 3, Taf. V). Dadurch, dass die an die Bastgruppe grenzenden Zellen der primären Rinde und des Markstrahlenparenchyms theilungsfähig wurden, hat das zwischen Phloëmgruppe und Holz liegende Meristem (das ehemalige Cambium) sich zu einem geschlossenen Meristemringe ergänzt, durch dessen Thätigkeit die Phloëminsel allseits mit einer mächtigen Schicht von Parenchymzellen umhüllt worden ist. Die Zellen dieser Art unterscheiden sich in nichts von den Zellen des Parenchymholzes bei *Ficus*, ihre Membranen verdicken sich mässig und nehmen Tüpfelung an.

Wir constatiren also für *Ficus stipularis* Neubildung eines meristematischen Verdickungsringes, der topographisch im Anschluss an das vorhandene Meristem entsteht und histologisch ihm gleichwerthig ist. —

Aehnliche Vorgänge wie an den Phloëmgruppen spielen sich an der Aussenseite der verholzten Gewebebrücken ab, welche die Holzkörper der beiden verwachsenen Individuen miteinander verbinden. Wie bereits oben geschildert wurde, verholzt zunächst das vorhandene Gewebe der primären Rinde und der Markstrahlen; von regelmässiger, radialer Schichtung ist dementsprechend zunächst nirgends eine Spur zu finden. Diese kommt an den Aussenseiten der verholzten Gewebe (Fig. 1 *aa*, Taf. V) erst dann zu Stande,

wenn an diesen Zellschichten die Thätigkeit neu gebildeter Meristeme einsetzt. Wir sehen alsdann dieselben Zellelemente in derselben Anordnung auftreten wie an den beschriebenen Phloëminseln. — Auch hier constatiren wir also die Neubildung meristematischer Zonen, die sich in diesem Falle an anders geartetes Gewebe anschliessen, an echtes Cambium, wie es die beiden Holzkörper in normaler Weise umgiebt.

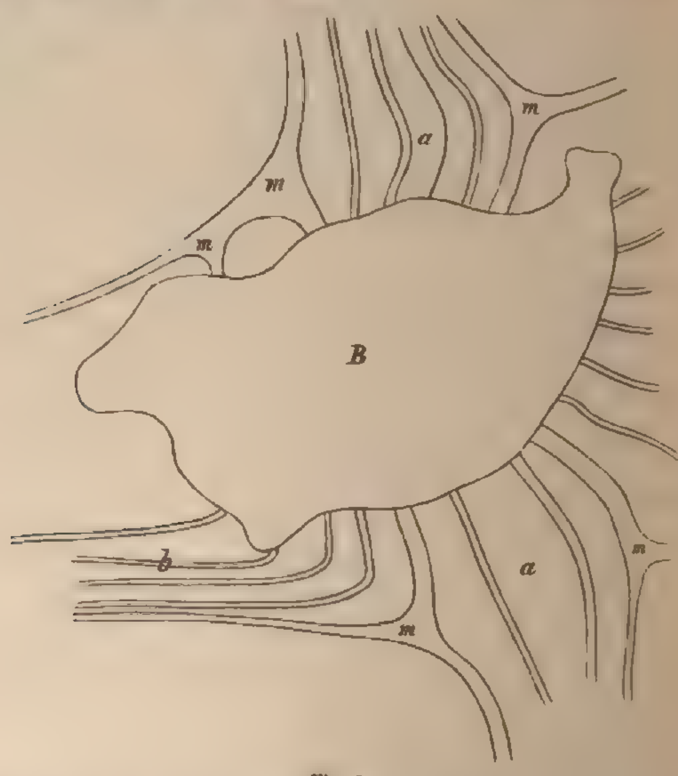


Fig. 3.

Ein von zwei verwachsenen Epheustämmen eingeschlossener Borkerest (*B*), um den sich ein Cambiumring gebildet hat. Von den Producten des letzteren sind nur die Markstrahlen in die Abbildung eingetragen. — Schematisirt.

Wir beschrieben im vorigen Abschnitt die Ersetzung der Cambien durch Meristeme und lernten jetzt die Art und Weise der Neubildung von Meristemringen kennen. In beiden Fallen erkennen wir dieselbe Tendenz zu Meristembildung, die uns noch interessanter wird durch den Vergleich mit den für *Hedera helix* constatirten Vorgängen.

Hedera helix behält, wie wir bereits gesehen haben, auch unter der Einwirkung starken Druckes sein Cambium unverändert bei. Aehnlich wie die Meristeme an den Phloëminseln von *Ficus* sich zu Meristemringen ergänzen, completiren sich die Cambien beim Epheu um Borkeeinschlüsse herum zu Cambiumringen (vergl. Textabbildung 1*b*), dessen Producte sich von normalem Holz nur durch das Fehlen der Gefässe unterscheiden. Die nebenstehende Skizze (Fig. 2) soll die Wachsthumsthätigkeit des neugebildeten Cambiumringes veranschaulichen. Vom Borkeeinschluss *(B)* aus sehen wir radial in allen Richtungen die Markstrahlen ausgehen. Bei *a* werden die wenig abgelenkten Markstrahlen in annähernd der ursprünglichen Richtung fortgeführt, bei *m* setzen sich an die stark abgelenkten Markstrahlen, die das primäre Cambium lieferte, die Markstrahlen des neuen Cambiumringes an. Durch ähnliche Fortführung secundärer Markstrahlen werden die bei *b* gezeichneten, auffällig gekrümmten Strahlen entstanden sein.

Ringförmig geschlossene Cambien oder Meristeme habe ich an den Borkeeinschlüssen anderer Gewächse nicht gefunden. In Anbetracht der grossen Mannigfaltigkeit, mit der sich alle hier zu behandelnden Wachsthums- und Zelltheilungsvorgänge abspielen, scheint es aber nicht angebracht, ein gesetzmässiges Ausbleiben ähnlicher Verdickungsringe durch die negativen Resultate meiner Untersuchungen an Buche u. s. w. für erwiesen zu erklären.

Neubildung von Cambium, die den an zweiter Stelle beschriebenen Meristembildungen von *Ficus* (vergl. Fig. 1*a*, Taf. V) analog ist und die zur Entstehung gemeinschaftlicher Jahresringe führt, tritt überall nach Verwachsung ein. Aus Zellen der blossgelegten Rinde entstehen, wie sich besonders deutlich an *Hedera helix* nachweisen lässt, zwei neue Cambien (vergl. Textabbildung 1*a* und *b*), die mit den primären Cambien der beiden verwachsenden Sprossindividuen verbunden sind. Es entstehen zunächst Libriformfasern und Markstrahlen — Markstrahlparenchym herrscht zunächst vor — und später treten noch Gefässe hinzu.

Wir haben schon bei Besprechung der Rinden- und Borkeeinschlüsse auf die Neubildung dieser Cambien hinweisen müssen, nachträglich mögen noch ein paar Worte über die Intensität ihres Wachsthums folgen. Erst dadurch, dass diese secundären Cambien besonders schnell wachsen, wird eine Abrundung des Umrisses der beiden Stämme möglich. Das von ihnen in einer Vegetationsperiode gelieferte Holzgewebe ist selbst nach Jahren noch

5–8mal so mächtig als ein gewöhnlicher Jahreszuwachs. Fig. 6, Taf. V zeigt einen Längsschnitt durch ein verwachsenes Buchenpaar. Die gemeinschaftlichen Jahresringe sind in Form parabolischer Kurven ineinander geschoben und zeigen an ihren Polen den grössten Abstand von einander. In dem vielfach gebrochenen Verlauf der einzelnen Kurven erkennen wir eine neue Art der Druckwirkung auf das Cambium.

In der intensiven Wachsthumsthätigkeit des secundären Cambiums spricht sich dasselbe „Abrundungsbestreben" aus, dem auch anderweit im Pflanzenreich das Cambium mit seinem Wachsthum folgt. Ich erinnere an die Wachsthumsthätigkeit des Wurzelcambiums, das von der ursprünglich tief gelappten Querschnittsform durch allmähliche Abrundung schliesslich zur Kreisform übergeht. —

Ehe wir mit der Schilderung unserer eigenen Befunde fortfahren, müssen wir mit einigen Worten auf die Resultate Franke's eingehen. Franke berichtet in seiner oben citirten Abhandlung über seine Untersuchungen an Luftwurzeln von *Hedera*, *Tecoma* und *Hoya* und beschliesst die Arbeit mit einigen Mittheilungen über „Verwachsung von Wurzeln, bei denen Borkebildung eingetreten ist" (a. a. O., p. 325). Zur mikroskopischen Untersuchung wählte Franke verwachsene Wurzeln von *Fagus silvatica*, an welchen er Folgendes constatirte:

„Begegnen sich zwei Buchenwurzeln, so üben sie in Folge ihres Dickenwachsthums einen gegenseitigen Druck aufeinander aus. Hierdurch werden Theile der Borke, Rinde und des Bastes nach aussen gedrückt, wobei eine vorübergehende Vereinigung der Rindengewebe sehr wohl vor sich gehen kann. Nicht alle Borken- und Rindenpartien jedoch werden nach aussen gedrängt, ein Theil bleibt an der Contactfläche eingeschlossen und trennt die inneren Holzkörper von einander. Die Verwachsung dieser wird durch das Markstrahlcambium vermittelt; denn die theilungsunfähigen, älteren Holzgewebe selbst sind auch nicht vereinigungsfähig. Während die an der Berührungsfläche eingeschlossenen Holzcambiumlagen ihre Thätigkeit bald einstellen, breiten sich die Markstrahlen, welche vielfache Ablenkungen in ihrer ursprünglichen Richtung erleiden, an den Contactflächen fächerförmig aus und bilden ein intermediäres, theilungs- und verwachsungsfähiges Gewebe. Dieses theilt sich nach allen Richtungen hin und drückt die eingeschlossenen, braunen, inselartige Partien bildenden Rinden- und Borken-

stücke mehr und mehr zusammen. Stossen die Markstrahlgewebe beider Wurzeln aufeinander, so vereinigen sie sich und verbinden somit die Holzkörper der Wurzeln. Vielleicht übt das Markstrahlencambium einen auflösenden Einfluss auf die eingeschlossenen Gewebe aus, so dass diese von jenem resorbirt werden und der trennende Zwischenraum im Innern der beiden in Verwachsung begriffenen Wurzeln endlich ganz von dem verbindenden, intermediären Markstrahlengewebe ausgefüllt ist. Schliesslich stossen auch die Cambiumringe an den Seiten aufeinander und vereinigen sich zu einem die beiden Wurzeln umhüllenden Cambiummantel; von nun an legen sich daher die Jahresringe gemeinsam um die verwachsenen Holzringe."

Nicht alle von Franke gemachten Angaben kann ich bestätigen. Da ich Wurzeln der Rothbuche nicht untersucht habe, kann ich allerdings seine Mittheilungen nicht widerlegen; nach Allem, was ich an anderen Objecten gesehen habe, muss ich sie aber als unwahrscheinlich bezeichnen. Von fächerförmig sich ausbreitendem Markstrahlgewebe habe ich nichts entdecken können. Wie wir wissen, liefert das Cambium (bezw. Meristem) an stark gedrückten Stellen Parenchymholz, das dem Markstrahlengewebe ungemein ähnlich ist. Vielleicht werden wir uns durch eine Verwechselung mit diesem Franke's Irrthum erklären können. Wie überdies nach Franke's Darlegung des Verwachsungsvorganges schliesslich die Cambiumringe beider Wurzeln aufeinander stossen können, ist nicht recht verständlich. Was vollends die Resorption des Rinden- und Borkengewebes durch Markstrahlzellen betrifft, so sind mir keine beglaubigten Fälle ähnlicher Gewebelösungen bekannt, die mir Franke's Vermuthungen als plausibel erscheinen lassen könnten.

c) Umlagerung und Krümmung der Cambiumzellen.

Weder bei Franke noch bei Krabbe finde ich eine Erscheinung erwähnt, die fast an allen von mir untersuchten Verwachsungsstücken auftrat und in den verschiedensten Modificationen wiederkehrte: die Umlagerung der Cambiumzellen.

Bei Buche, Platane, Eiche, bei allen untersuchten Arten sehen wir auf Querschnittspräparaten neben Zellcomplexen von normaler Lagerung andere Gewebe liegen, die sich in Längsansicht zeigen. Libriformfasern, Gefässe u. s. w. haben an manchen Stellen des

Präparates ihre normale Stellung parallel zur Stammachse mit einer zu dieser oft um 90° geneigten vertauscht.

Wir wollen mit unserer Betrachtung, die wir dieser eigenartigen Störung des normalen Faserverlaufes schulden, von den an der Eichenwurzel beobachteten Verhältnissen ausgehen. An der Stelle stärksten Druckes finden wir den üblichen Borkeeinschluss (vergl. Fig. 4 *B*, Taf. V). Auf der Contactlinie der beiden Wurzeln sehen wir in der Ebene des Halbirungsschnittes, den unsere Abbildung (Fig. 4, Taf. V) darstellt, an die im Querschnitt getroffenen Theile (*a*) eine Zone von Libriformfasern und Gefässen sich anschliessen, die im Längsschnitt getroffen sind (*z z*) und eine so starke Krümmung zeigen, dass die beiden Schenkel der Zellen rechtwinklig, oft sogar spitzwinklig gegeneinander geneigt sind.

Fragen wir nach der Entstehung dieser Gebilde, so erscheinen zwei Möglichkeiten denkbar: entweder die Libriformfasern sind gekrümmt worden, oder die Cambiumzellen, aus welchen diese entstanden sind, haben diese Krümmung erfahren und dann zur Bildung gekrümmter Holzzellen geführt. Schon der anatomische Befund selbst zeigt, dass die erstgenannte Möglichkeit auszuschliessen ist. Die gebogenen Libriformfasern zeigen nirgends Spuren der Knickung oder Faltung, die bei der Biegung so festen Materials, wie es die Libriformfasern sind, unvermeidlich werden müssten.

Um unsere Betrachtungen zu vereinfachen, wollen wir uns die Entstehung einer quergestellten, C-förmig gekrümmten Cambiumzelle in zwei Vorgänge zerlegt denken, in die Ablenkung von der normalen Stellung und in die Biegung. Bleiben wir zunächst bei der letzteren.

Wirkt auf eine biegsame Prosenchymzelle, beispielsweise auf eine Cambiumzelle, ein longitudinaler Druck, so krümmt sich die Zelle, dem Drucke folgend. Ob sie sich C-förmig biegt, ob die Concavität des von ihr gebildeten Bogens nach der einen oder der anderen Seite zu liegen kommt, oder ob sie mehrfach sich biegend S-förmige oder wellenförmige Gestalt annimmt, hängt von „Zufälligkeiten" ab, die von Fall zu Fall wechseln, die in verschieden vertheilten Reibungswiderständen liegen, ferner namentlich in dem verfügbaren Raum u. s. w. Es fragt sich nun, ob wir bei der Biegung der uns interessirenden Cambiumzellen es mit einem rein physikalischen Vorgang zu thun haben, wie in dem soeben theoretisch erwogenen Falle, ob sich mit physikalischen Wirkungen activ vitale

Wachsthumsvorgänge combiniren oder ob ausschliesslich die letzteren in Frage zu ziehen sind. Die Durchsicht zahlreicher Präparate mit gekrümmten Libriformfasern bezw. Cambiumzellen bewies uns, dass die Krümmung der letzteren ein rein physikalischer Vorgang ist. Neben C-förmig gekrümmten Zellen finden wir S-förmig geschlängelte, die concave Seite liegt in der Contactebene nach den verschiedensten Seiten gewandt. Wenn bei der Krümmung der Cambiumzellen alle Variationen sich wiederholen, die unter Voraussetzung eines rein physikalischen Vorganges theoretisch denkbar sind, dürfen wir hier aus der Gleichheit der Folgen auf die Gleichheit der Ursache schliessen, und auch die Krümmung der Cambiumzellen, die uns hier beschäftigen, als rein physikalischen Vorgang auffassen. — Wir wollen schliesslich noch in Erinnerung bringen, dass dort, wo uns die gekrümmten Zellen begegnen, an Druckkräften kein Mangel ist. Die beiden aneinander gelagerten Stämme oder Wurzeln drücken sich gegenseitig, und um so stärker wird der Druck, je weiter das Dickenwachsthum fortschreitet. Bei der gewöhnlichen Stellung der Cambiumzellen parallel zur Stammachse und senkrecht zur Richtung des radial wirkenden Druckes kann dieser naturgemäss nicht so auffällige Wirkungen erzielen, wie dann, wenn die Längsachsen der betreffenden Zellen dieselbe Richtung haben wie der Druck selbst.

Unbeantwortet bleibt hiernach die Frage, welche Kräfte die Cambiumzellen nöthigen, ihre normale Stellung aufzugeben und schief- oder gar rechtwinklig zu ihrer ursprünglichen Lage sich einzustellen.

Bevor wir uns mit diesem Problem befassen, müssen wir uns über das Vorkommen quergestellter Fasern klar werden.

In schönster Ausbildung sehen wir sie fast regelmässig auf der Contactfläche verwachsener Stämme oder Wurzeln wiederkehren, besonders deutlich und häufig bei *Quercus*, am seltensten bei *Ficus*. Von dem Vorgang der Verwachsung selbst ist ihre Entstehung gänzlich unabhängig. Auch an unverwachsenen Stellen, unter dem Borkeeinschluss in der Nähe der Stelle stärksten Druckes, sehen wir auf Querschnittspräparaten neben normal gestellten Fasern quer verlaufende. Auch in den zwei verwachsenen Stämmen gemeinschaftlichen Holzringen sehen wir quergestellte Fasern mit oder ohne Krümmung zwischen normal orientirte eingestreut. Normale und gestörte Lagerung wechselt unaufhörlich,

und es entsteht ein labyrinthisches Durcheinander, in dem wir vergebens nach Gesetzmässigkeit suchen.

An den verschiedensten Stellen begegnen wir denselben Bildungen. Das einzige Gemeinschaftliche, das wir in den Orten ihres Vorkommens finden, ist, dass es sich stets um Cambiumtheile handelt, die unter starkem Drucke stehen. Im Drucke werden wir daher die Ursache der in Rede stehenden, abnorm orientirten Zellbildungen zu suchen haben.

Nur vermuthungsweise kann ich mich über ihre Entstehung äussern. Bei den Versuchen Krabbe's kamen niemals ähnliche Bildungen zu Stande, und auch dieses Mal werden wir für den Unterschied zwischen seinen und meinen Befunden die Art und Weise, wie der Druck auf Cambiumzellen wirken musste, verantwortlich machen. Bei Krabbe's Versuchen handelte es sich um einen allseits am ganzen Baumumfange gleichmässig vertheilten Druck, bei Verwachsungen handelt es sich um einen einseitigen[1]) Druck. Den gedrückten Zellen, so weit sie wachsthumsfähig sind, bleibt in Folge dessen die Möglichkeit erhalten, innerhalb gewisser Grenzen dem Drucke auszuweichen, die Richtung ihres Wachsthums nach Stellen hinzulenken, die keinem oder wenigstens geringerem Druck ausgesetzt sind. — Es wäre sehr wohl denkbar, dass durch derartige centrifugal vom Orte des stärksten Druckes ausstrahlenden Druck- bezw. Zugwirkungen die Entstehung quergestellter Fasern bedingt ist.

Bis in alle Einzelheiten die Entstehung quergestellter Fasern zu verfolgen, ist mir nicht gelungen. Nur zum Theil sind die Fragen, die sich an die sonderbaren Zellformen knüpfen lassen, als beantwortet zu betrachten. Da ich dasselbe Problem in anderem Zusammenhange wieder aufzunehmen gedenke, hoffe ich später nochmals darüber berichten zu können.

Rückblick.

Der Uebersichtlichkeit wegen sei das, was wir im „Allgemeinen Theil" erörtert haben, in Kürze recapitulirt.

Als eine der ersten sichtbaren Wirkungen des Druckes hat

1) Wir denken dabei an den einfachsten und gleichzeitig häufigsten Fall, dass nur zwei Stämme miteinander verwachsen.

neben der Ablenkung der Markstrahlen die Abplattung der gedrückten Stämme zu gelten.

Diese wird dadurch erreicht, dass das Wachsthum des Cambiums unter Einwirkung des Druckes sich verlangsamt (z. B. bei *Hedera*), bei *Ficus* beobachtet man neben der Herabsetzung der cambialen Thätigkeit lebhaftes Wachsthum und lebhafte Zelltheilung in den Gewebeschichten der primären Rinde, wodurch die Contactfläche der sich drückenden Stämmchen vergrössert wird.

Im Markstrahlparenchym und in der primären Rinde tritt bei *Ficus stipularis* nach der Verwachsung Verholzung der Membranen ein. Die Holzkörper der beiden verwachsenen Stämmchen erscheinen auf dem Querschnitt gleichsam durch eine Brücke verholzten Gewebes miteinander verbunden.

Rinden- oder Borkeeinschlüsse fehlen niemals. In den Rindeneinschlüssen bilden sich neue, secundäre Cambien, welche die primären Verdickungsringe der beiden Stämme miteinander verbinden. Bei *Hedera* bilden sich zuweilen geschlossene Cambiumringe um die Borkeeinschlüsse.

Bei *Ficus*, *Fagus*, *Platanus* und *Quercus* (Wurzelverwachsung) segmentiren sich an den Stellen stärksten Druckes die Zellen der Cambien. Aus dem prosenchymatischen Cambium wird ein parenchymatisches Meristem, dessen weitere Thätigkeit zur Bildung eines meist homogenen, parenchymatischen Gewebes, des „Parenchymholzes" führt.

Zuweilen bleiben einige prosenchymatische Zellen erhalten, deren Producte als Libriformfaserreihen das Parenchymholz durchziehen.

Bei *Hedera* wurde niemals Segmentirung der Cambiumzellen beobachtet.

Sobald der Gegendruck allzu gross wird — nach Krabbe's Untersuchungen dürfte mindestens ein Druck von 10—17 Atmosphären hierzu vorauszusetzen sein —, wird das Wachsthum der Cambien und Meristeme eingestellt.

Neubildung von Meristemen tritt bei *Ficus* an der Peripherie der Basteinschlüsse und an der Aussenseite der verholzten Gewebebrücken ein.

Die besonders an den Contactflächen verwachsener Stämme und Wurzeln auftretenden sichelförmig gekrümmten Libriformfasern und Gefässe, die aus ihrer normalen Lagerung verschoben erscheinen, haben sich aus gekrümmten und verschobenen Cambium-

zellen entwickelt. Die Entstehung der letzteren ist nur zum Theil verständlich. Ihre Krümmung ist als rein physikalischer Vorgang aufzufassen, ihre Verschiebung wird wahrscheinlich durch einseitigen Druck bedingt, welcher wachsthumsfähigen Zellen ein Ausweichen möglich macht.

Berlin, Februar 1899.

Botanisches Institut der Universität.

Figuren-Erklärung.

Tafel V.

Fig. 1. Querschnitt durch ein verwachsenes Stämmchenpaar von *Ficus stipularis*. Bei *R R R R* leistenförmige Wucherungen der primären Rinde. — *m R* der mechanische Ring, *P* eine Phloëminsel, die von verholztem Parenchymgewebe eingeschlossen ist. An den Aussenseiten des letzteren (*a a*) bildet sich Meristem. — Um Missverständnisse zu vermeiden, sei daran erinnert, dass die Stämmchen von *Ficus stipularis* auch schon unter normalen Verhältnissen excentrisch gebaut sind. Es erklärt sich hierdurch, dass an dem Stämmchen *B* die gedrückte, der Contactfläche zugewandte Seite üppiger entwickelt ist, als der dem Stämmchen *A* abgewandte Theil.

Fig. 2. *Ficus stipularis:* eine isolirte Gruppe verholzter Zellen der primären Rinde (*h*). Bei *P* das Ende eines Peridermeinschlusses, in dessen Nähe einige unregelmässige Zelltheilungen stattgefunden haben.

Fig. 3. *Ficus stipularis:* Partie aus der Peripherie einer Phloëminsel. Bei *P* Parenchymholz.

Fig. 4. Halbirungsschnitt durch zwei kreuzweise verwachsene Wurzeln von *Quercus*. *a* der im Querschnitt, *b b* der im Längsschnitt getroffene Theil. *B* Borkeeinschluss. Auf der Contactfläche bei *z z* sichelförmig gekrümmte Libriformfasern und Gefässe.

Fig. 5. Parenchymholz von *Platanus sp.* Unten normales Holz.

Fig. 6. Längsschnitt durch zwei verwachsene Buchenstämme. Bei *B* Borkeeinschluss. Darüber die in Form von parabolischen Kurven ineinander geschobenen Jahresgrenzen.

Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze.

II.

Saprolegnia mixta De Bary.

Von

Georg Klebs.

Mit 2 Textfiguren.

Die Saprolegnieen gehören seit den Arbeiten Pringsheim's (57, 60, 74), De Bary's (60, 81) u. a. zu den bekanntesten Pilzen, über deren Bau und Entwickelungsgeschichte eine sehr reiche Literatur vorhanden ist. Für die allgemeine Lehre von der Fortpflanzung haben sie durch die Forschungen De Bary's (81) eine besondere Bedeutung erlangt, weil bei ihnen die geschlechtliche Fortpflanzung in einer deutlichen Rückbildung begriffen erscheint. In der Reihe der Gattungen zeigen sich alle Uebergänge von einem typischen Geschlechtsprocess bis zu einer völligen Ungeschlechtlichkeit. In ihren sonstigen Eigenschaften bieten die Saprolegnieen auffallende Analogien mit gewissen Algen dar, sei es durch die Bildung von Zoosporen, sei es durch das schlauchförmige Mycelium. Daher musste die Frage nach den physiologischen Bedingungen ihrer Fortpflanzung von besonderem Interesse sein.

Für die Untersuchung der Frage war auch bei den Saprolegnieen die nothwendige Voraussetzung, eine Reinkultur einer bestimmten Species zu erzielen und dann Nährmedien zu benutzen, deren chemische Zusammensetzung einigermassen bekannt ist. De Bary hat bei seinen ausgezeichneten Arbeiten die Pilze auf todten Fliegen oder Mehlwürmern kultivirt, Substrate von sehr complicirter und wenig bekannter Zusammensetzung. Ferner hat er nie bakterienfreie Kulturen gehabt, was für die Fragen, die ihn interessirten, nicht so wesentlich war. Neben diesen natürlichen Substraten hat Maurizio (95, 96a) Saprolegnieen auch in Flüssigkeiten, Bouillon,

Fleischextract, Knorpelleim kultivirt und darin Wachsthum, Sporangien- und Gemmenbildung der Pilze beobachtet; auch seine Kulturen waren nicht bakterienfrei. Die ersten Versuche Saprolegnieen auf oder in künstlichen Substraten zu ziehen, stammen eigentlich von Schilling, der auf meine Anregung hin im Jahre 1891 begonnen hat, sich mit der Kultur dieser Pilze zu beschäftigen. Wie Schilling mir mitgetheilt hat, gelang es ihm eine *Saprolegnia spec.* in Peptonlösung mit Milchzucker zu kultiviren und bis zur Oosporenbildung zu bringen. Leider ist Schilling nicht dazu gekommen, sein Thema bis zu einem gewissen Abschluss zu bringen. Unterdessen hat Raciborski (96) ähnliche Versuche angestellt; es gelang ihm *Saprolegnia* auf Gelatine zu kultiviren, und er beobachtete, dass der Pilz auf der Gelatine nur sterile Mycelium bildete und erst nach der Ueberführung in Wasser im Stande war Zoosporen und Oosporen zu erzeugen.

Bei meiner Untersuchung ging ich von einer *Saprolegnia* aus, die sich in Sumpfwasser aus dem botanischen Garten in Basel auf einer todten Fliege angesiedelt hatte. Ich übertrug den Pilz auf sterilisirte Fliegen und brachte dann in die Kultur gekochte Fliegenbeine, auf denen sich nach 24 Stunden Zoosporenkeimlinge angesetzt hatten. Ein solches Fliegenbein wurde auf eine Fleischextract-Gelatine gelegt, auf der der Pilz sich ausserordentlich schnell verbreitete; er wuchs viel lebhafter als die dem Fliegenbein noch anhaftenden Bakterien. An der Peripherie war das centrifugal sich ausdehnende Mycelium nach 2 Tagen fast bakterienfrei. Ein Stückchen Gallerte mit wenigen Pilzhyphen wurde von einer solchen Stelle genommen und auf frische Gallerte übertragen. Von dieser wurden in gleicher Weise neue Kulturen angelegt, bis absolut bakterienfreie Kulturen vorlagen. Das Mycelium einer solchen brachte ich in sterilisirtes Wasser, in dem zuerst Zoosporen, dann Gemmen auftraten. Eine einzige Gemme wurde isolirt und auf neue Fleischextract-Gelatine übertragen, so dass ich schliesslich eine Reinkultur einer einzigen Species gewonnen hatte. In ihren morphologischen Eigenschaften entsprach sie am meisten der *Saprolegnia mixta* De Bary (88, p. 9); mit ihr allein beschäftigt sich die folgende Untersuchung.

Für alle Reinkulturen wandte ich Glasdosen von 20 oder 50 ccm Inhalt an, die mit übergreifendem, aufgeschliffenem Deckel versehen waren. Selbst in sehr leicht faulenden Flüssigkeiten, wie Erbsenwasser, Pepton etc., liessen sich völlig bakterienfreie Kulturen

solchen Dosen erhalten; selbst nach Wochen blieben die
igkeiten klar, wenn man die Gläser an einen staubfreien Ort



Fig. 1. *Saprolegnia mixta.*

den mit Geschlechtsorganen: *a* Antheridium, das einen Befruchtungsschlauch in
ogonium hineingetrieben hat; o^1 Eizelle, o^2 Oospore mit Membran umgeben;
eilen sicher ohne Befruchtung zu Parthenosporen umgewandelt; *g* junges
gium. *B* Faden mit Sporangien: s^1 reif nach Durchwachsung eines älteren
ten Sporangiums; s^2 Zoosporen eben austretend. *C* Zoosporen und ihre Keimung:
spore, wie sie aus dem Sporangium anstritt; *2* zur Ruhe gekommene Zoospore;
dung der 2. Zoosporenform; *4* die 2. Zoosporenform, *5* deren Fadenkeimung.
(Nach Zeichnungen von Herrn Dr. Kalberlah)

stellte. Während des Umzuges des botanischen Instituts zu Basel in ein neues Gebäude wurden meine sämmtlichen Kulturen durch Bakterien verunreinigt; aber mit Hülfe der Gelatinemethode liessen sich bald wieder neue Reinkulturen gewinnen.

Um stets steriles reines Mycelium der *Saprolegnia* in beliebiger Menge vorräthig zu haben, wandte ich hauptsächlich zwei Kulturmethoden an. Einmal legte ich von Zeit zu Zeit neue Kulturen auf Gelatine (5 %) mit Fleischextract (2 %) an, auf der nach 3 Tagen eine 3—5 mm dicke, dicht verflochtene Hyphenmasse entstand, die sich glatt von der Gelatine abheben liess. Die Mycelscheibe wurde ausgewaschen und je nach den anzustellenden Versuchen in einzelne Stücke zerschnitten. Zweitens legte ich Flüssigkeitskulturen an, indem ich 50 ccm Wasser mit 5 Erbsen sterilisirte und darin ein wenig Mycelium einführte. In wenigen Tagen füllte das Mycelium die Flüssigkeit mit einer lockeren Hyphenmasse aus, von der sich leicht kleine Theile mit ausgeglühter Nadel herausnehmen liessen. Indem ich jeden 2. oder 3. Tag neue Erbsenkulturen anlegte, hatte ich stets ein sehr kräftig ernährtes, dabei völlig steriles Mycelium zur Verfügung.

Ich werde mein Thema in folgenden Abschnitten behandeln.

I. Die Fortpflanzung durch Zoosporen.
II. Die Fortpflanzung durch Oosporen.
III. Die Fortpflanzung durch Gemmen.
IV. Zusammenfassung.

I. Die Fortpflanzung durch Zoosporen.

Die Art und Weise, wie die Saprolegnieen ihre Zoosporen bilden, ist oft und ausführlich beschrieben worden, so dass es nicht nöthig ist näher darauf einzugehen. Es ist allgemein bekannt, dass die Sporangien an den Enden der Mycelhyphen entstehen, indem nach lebhafter Ansammlung des Protoplasmas und der Zellkerne das meist etwas angeschwollene Ende durch eine Querwand vom übrigen Faden abgetheilt wird (Fig. 1 *B*). Durch einen Process der freien Zellbildung, der von Rothert (88) am genauesten untersucht worden ist, zerfällt der Zellinhalt in eine Anzahl von Zoosporen, die durch ein Loch an der Spitze des Sporangiums heraustreten. De Bary (88, p. 607) hat für alle echten Saprolegnieen nachgewiesen, dass die Zoosporen, die mit zwei Wimpern an der Spitze

rsehen sind, nach kurzer Bewegung zur Ruhe kommen und eine
llulosemembran bilden. Bald darauf tritt der Inhalt der Zelle
eder als Zoospore heraus, die eine andere Form hat und zwei
itlich angeheftete Wimpern trägt (Fig. 1*C*). Die zur Ruhe gekommene
lle wächst dann zu einem Keimfaden aus, der zum Thallus heran-
ichst. De Bary hat diese Eigenthümlichkeit der Zoosporen als
iplanie bezeichnet.

Die Zoosporenbildung lässt sich jeder Zeit, wie schon Schil-
ng beobachtete, mit Leichtigkeit hervorrufen, sobald man steriles,
äftig wachsendes Mycelium von Fleischextract-Gelatine oder aus
ner Erbsenkultur in reines Wasser bringt. Auf der ersteren findet
emals Zoosporenbildung statt; in dem zweiten Medium bleibt das
ycelium in den ersten Tagen völlig steril. Da man auf die an-
gebene Weise unter allen Umständen Zoosporenbildung hervor-
fen kann, so ist es möglich, den Bedingungen ihrer Bildung nach-
forschen. Ich werde zuerst den Einfluss der Ernährung, dann
n Einfluss anderer Factoren, wie Feuchtigkeit, Temperatur u. s. w.,
sprechen.

A. Der Einfluss der Ernährung.

Der Grundversuch, bei dem die Zoosporenbildung stets ein-
itt, besteht in der Ueberführung des Myceliums aus einer nah-
ngsreichen Flüssigkeit in reines Wasser. Die Mehrzahl der
yphenenden geht innerhalb 24 Stunden zur Sporangienbildung
ber. Daraus kann man schliessen, dass die plötzliche Entziehung
er Nahrung die nächste Veranlassung des Fortpflanzungsprocesses
t. Wenn der Schluss richtig ist, so müsste bei einer beständig
rtgehenden Erneuerung der Nahrung die Zoosporenbildung aus-
leiben. In der That lässt sich der Nachweis dafür führen. Die
einkultur auf Fleischextract-Gelatine, von der ich ausging, war
m 2. November 1897 gemacht worden; im Laufe des Novembers
urden jeden 3. Tag neue Gelatinekulturen angelegt. Am 1. De-
ember 1897 brachte ich von einer solchen Kultur ein Mycel-
tückchen in Wasser mit Erbsen und legte von nun an ununter-
rochen jeden 2. oder 3. Tag neue Erbsenkulturen an bis Ende
uli. Während des ganzen Zeitraumes wurde sicher nur steriles
Iycelium zum Impfen angewandt; durch die zahlreichen später zu
rwähnenden Versuche wurde diese Thatsache beständig controlirt.
ür die grossen Ferien bis zur Beendigung meines Umzuges nach

Halle Ende October 1898 wurde Mycelium in einer 1,5 proc. Knop'schen Nährlösung mit ein paar Erbsen kultivirt, worin überhaupt nur Mycelwachsthum möglich ist. Im Winter bis Juni 1899 wurden die Erbsenkulturen in der früheren Weise fortgesetzt. Die Versuche beweisen, dass das Mycelium von *Saprolegnia* während der angegebenen Zeit niemals aus inneren Gründen Zoosporen gebildet hat, sondern unaufhörlich in lebhaftester Weise fortgewachsen ist, so lange ihm frische, chemisch nicht veränderte Nahrung zur Verfügung stand. In jedem Augenblick liess sich aber der Process der Zoosporenbildung durch Nahrungsmangel herbeiführen.

Der Nachweis, dass bei Gegenwart guter Nährstoffe nur Mycelwachsthum, bei Mangel Zoosporenbildung erfolgt, liess sich noch in einer anderen Weise liefern. Bringt man Mycelium aus einer Erbsenkultur statt in reines Wasser in die Lösung einer anderen Substanz, so ist das Resultat sehr verschieden, und zwar hängt es einmal von der chemischen Natur der Substanz, zweitens von ihrer Concentration ab. Die aus zahlreichen Versuchen abstrahirte Regel lautet, dass alle diejenigen Substanzen, in deren Lösungen ein Wachsthum des Myceliums deutlich bemerkbar ist, die Zoosporenbildung verhindern oder erst dann gestatten, wenn durch das Wachsthum die Nahrungssubstanz einem Minimum sich nähert. Die Versuche sind besonders werthvoll, weil sie zugleich direct nachweisen, welchen Nährwerth die geprüften Substanzen besitzen. Die Zoosporenbildung dient gleichsam als Reagens für die Erkennung des grösseren oder geringeren Nährwerthes der Stoffe. Da die chemische Constitution einen wesentlichen Einfluss hat, so will ich die Versuche nach den Gruppen chemisch verwandter Stoffe ordnen.

Bei allen den tabellarisch aufgeführten Versuchen benutzte ich ausnahmslos Mycelium, das 2 oder 3 Tage in frischen Erbsenkulturen herangewachsen war, d. h. also ein sehr gleichmässig vorgebildetes Material. Das Mycelium einer solchen Kultur wurde herausgenommen, in eine grosse Schale mit Wasser gebracht und in einzelne Stücke zerrissen. Benutzte ich leicht von Bakterien angreifbare Substanzen, so wurde das Gefäss mit Wasser sorgfältig sterilisirt. Die Mycelstücke blieben ca. 1 Stunde in dem Wasser, um möglichst von der in den Membranen imbibirten Nährlösung befreit zu werden. Dann wurden sie schnell auf reinem Filtrirpapier vom anhängenden Wasser befreit und in die Lösung gebracht.

icht faulende Flüssigkeiten wurde das Mycelium nach Ab-
n des Wassers direct versetzt. Die Kulturen standen dunkel
schwach beleuchtet bei gewöhnlicher Zimmertemperatur. Nach
unden wurde das Mycelium untersucht, wie auch die folgenden
Für die Tabelle gebe ich meist die Resultate nach 24 Stunden,
nichts anderes angegeben ist. Bei den relativ höheren Con-
ntionen benutzte ich 20 ccm Lösung, bei den niederen 50 ccm.
t bei sehr verdünnten Lösungen war für das kleine Mycelstück
u prüfende Substanz absolut genommen während 24 Stunden
nügender Menge vorhanden. Die Intensität des Wachsthums
der Zoosporenbildung konnte nur geschätzt werden. Ich unter-
le vier Grade, die in der Tabelle durch Zahlen bezeichnet
n:

0 = fehlend,
I = mässig,
II = lebhaft,
III = sehr lebhaft.

Für manche Fälle ist es noch nöthig, einige Zwischenstufen
schalten. Selbst in reinstem Wasser erfolgt z. B. ein gewisses
sthum auf Kosten der in den Hyphen aufgespeicherten Stoffe;
ezeichne diesen Grad mit 0—I. Mit dem gleichen Zeichen
ch jene Fälle hervorheben, in denen ganz vereinzelte Spor-
n gebildet werden, so dass sich gerade die untere Grenze für
n Process erkennen lässt. Auch einige andere Zwischen-
I—II und II—III mussten bisweilen zur Anwendung
en.

Tabelle I.

prolegnia-Mycelium aus Erbsenwasser in Eiweiss-substanzen nach 24 Stunden.

bstanz	Procent-gehalt	Wachsthum	Sporangien-bildung	Bemerkungen
otogen	1	III	0	auch später nur steril.
	0,5	III	0	ebenso.
	0,1	III	0	nach 48 Stunden einzelne Sporangien, nach 3 Tagen mehr.
	0,05	III	0—I	nach dem 2. und 3. Tage eine Anzahl Sporangien.
	0,01	I	II	ebenso in den nächsten Tagen.

Tabelle I (Fortsetzung).

Substanz	Procentgehalt	Wachsthum	Sporangienbildung	Bemerkungen
Hämoglobin (nicht sterilisirt)	0,1	III	0	nach 5 Tagen Oogonien, keine Sporangien.
	0,05	III	0	nach 3 Tagen wie bei 0,1.
	0,01	III	0—I	nach 48 Stunden auch nur wenige Sporangien, nach 3 Tagen Oogonien.
	0,005	II	II	in den nächsten Tagen viele Sporangien.
	0,0025	I	III	ebenso in den folgenden Tagen.
Pepton	1	III	0	auch weiterhin völlig steril bleibend bis zum Absterben des Myceliums.
	0,5	III	0	
	0,1	III	0	
	0,05	III	0	lange steril bleibend, später vereinzelte Oogonienanlagen.
	0,01	III	0	nach 48 Stunden einzelne Sporangienanlagen, später nur Gemmen.
	0,005	II	0—I	nach 48 Stunden auch noch wenige Sporangien, nach 3 Tagen mehr.
	0,002	II	II	in den nächsten Tagen neben Wachsthum eine Menge Sporangien.
	0,001	I	III	ebenso in den nächsten Tagen.
Gelatine	0,5	III	0	nach 1 Monat noch völlig steril.
	0,1	III	0	wie bei 0,5.
	0,05	III	0—I	in den nächsten Tagen vereinzelte Sporangien.
	0,01	III	0—I	nach 48 Stunden eine Anzahl Sporangien, ebenso in den folgenden Tagen.
	0,005	II	II	nach 48 Stunden viele Sporangien, später Gemmen.
	0,001	I	III	ebenso in den nächsten Tagen.

Unter allen organischen Stoffen sind es die Eiweisssubstanzen, welche für das Wachsthum von *Saprolegnia* am günstigsten wirken; dementsprechend zeigt die Tabelle, dass sie nur in relativ sehr verdünnten Lösungen die Zoosporenbildung gestatten. Ganz ähnlich wirkt unter den albuminoiden Substanzen die Gelatine, welche vom Pilz sehr gern verarbeitet wird (Raciborski 96, p. 11; Schilling in Lit.). *Saprolegnia* besitzt aber auch die Fähigkeit, feste Eiweissstoffe zur Nahrung zu benutzen. Ich habe eine Anzahl der bekannteren Substanzen geprüft, wobei ich 0,05 g mit 50 ccm Wasser sterilisirte und dann ein wenig Mycelium hinein

achte. Bei allen diesen Versuchen wurde das Mycelium aus ıer Reinkultur direct in die zu prüfende Flüssigkeit versetzt, weil wesentlich darauf ankam, die Bakterien völlig fern zu halten.

In diesen Versuchen mit festen Eiweissstoffen trat das Verltniss von Wachsthum und Zoosporenbildung nicht in so ein:her Form hervor wie bei den Lösungen. Ob nach dem Uebernge aus der Erbsenkultur Zoosporenbildung erfolgt oder nicht, ngt davon ab, wieviel von der Eiweisssubstanz nach der Sterilition mit Wasser in Lösung übergeht. Kein Eiweisskörper ist in issem Wasser ganz unlöslich — das erkennt man gerade an dem 'achsthum der *Saprolegnia*-Hyphen. Die Aschenbestandtheile der weisskörper können, wie aus den Versuchen mit anorganischen .lzen hervorgeht, diese günstige Wirkung nicht erklären. Viel:hr ist es sehr wahrscheinlich, dass bei dem Erhitzen mit Wasser ıe gewisse hydrolytische Spaltung eintritt, durch die ein Theil r Eiweisssubstanz in Lösung übergeführt wird. Die Menge dieses ılichen Theiles ist je nach der Natur des Eiweissstoffes sehr verhieden. Sie scheint gering zu sein beim Fibrin, Syntonin, grösser im Pflanzenfibrin, Globulin, Vitellin, Caseïn, Gluten. Das darf ın daraus schliessen, dass bei den ersteren Zoosporenbildung ch 24 Stunden lebhaft eintritt, bei den anderen in geringem aasse oder gar nicht. Aber auch bei den Körpern, wie Fibrin, ntonin, verschwindet nach einigen Tagen die Zoosporenbildung, bald die Pilzhyphen die Eiweissflocken umspinnen und mit zahlichen Zweigen durchwachsen. Die Fibrinflocken werden allmähh verdaut, das Wachsthum wird in Folge dessen mit der Zeit mer lebhafter, und es kommt später überhaupt nicht mehr zur .geschlechtlichen Fortpflanzung. Von vornherein herrscht nur 'achsthum der Hyphen, wenn dem sterilisirten Wasser etwas iastase, Pankreatin oder Labferment zugesetzt wird, weil der Pilz genscheinlich die eiweissartigen, in Lösung befindlichen Fermente cht verzehren kann. Von anderen complicirten thierischen Stoffen, ə den Eiweisssubstanzen mehr oder weniger nahe stehen, sind ch folgende geprüft worden: das Chitin der Insecten, das Keratin, əstandtheil der Horngewebe, das Fibroin, Bestandtheil der Seide, s Elastin aus dem elastischen Bindegewebe. Von diesen Subınzen vermag das Mycelium von *Saprolegnia* nur das Elastin, ənn auch sehr langsam und unvollständig anzugreifen und als ahrungsmittel zu benutzen; es ist auch der einzige Körper unter 'n vier genannten, welcher von höheren Thieren verdaut wird.

Tabelle II.

Saprolegnia-Mycelium aus Erbsenwasser in Amidosäuren nach 24 Stunden.

Substanz	Procentgehalt	Wachsthum	Sporangienbildung	Bemerkungen
Glykokoll $CH_2(NH_2)CO_2H$	2	I	0	nach 4 Tagen abgestorben.
	1	I	0	nach 48 Stunden lebhafteres Wachsthum, nach 6 Tagen noch steril.
	0,5	I	0	am 3. Tage einzelne Sporangienanlagen.
	0,1	I	0—I	am 2. und 3. Tage mehr Sporangien, später Gemmen.
	0,05	II	I	in den nächsten Tagen ebenso.
	0,02	I	II	
Methylglykokoll (Sarkosin) $CH_2(NH\,CH_3)CO_2H$	1	I	I	in den nächsten Tagen eine Anzahl Sporangien; wenig bewegliche Zoosporen; später Gemmen.
	0,5	I	I	
	0,1	I	II	in den nächsten Tagen eine Menge Sporangien, später Gemmen.
	0,05	I	II	
Trimethylglykokoll Betaïn $CH_2N(CH_3)_3CO_2$ in Form des salzsauren Salzes mit Soda neutralisirt	1	I	0	einzelne Sporangienanlagen, am 2. Tage Zoosporen.
	0,5	I	0—I	
	0,1	I	II	
Alanin $CH_3CH(NH_2)CO_2H$	2	II	0	auch in den folgenden Tagen steril.
	1	II	0	
	0,5	II	0	
	0,1	II	0—I	vereinzelte Sporangienanlagen, in den nächsten Tagen überwiegendes Wachsthum.
	0,05	I	II	
Asparaginsäure $C_2H_3(NH_2)(CO_2H)_2$ mit kohlensaurem Kali neutralisirt	0,5	II—III	0	kräftiges Wachsthum in den nächsten Tagen, steril.
	0,1	II	0—I	eine Anzahl Sporangienanlagen in den nächsten Tagen.
	0,05	II	I	nur wenige Zoosporen ausgetreten, am 2. und 3. Tage mehr Sporangien und Zoosporen.
	0,01	I	II	ebenso in den nächsten Tagen, dann Gemmen.

Tabelle II (Fortsetzung).

stanz	Procent-gehalt	Wachsthum	Sporangien-bildung	Bemerkungen
aragin	2	II	0	nach 2 Tagen einzelne Sporangienanlagen.
$_2$)—CO_2H —$CONH_2$	1	II	0—I	einzelne Sporangienanlagen, später Gemmen.
	0,5	II	0—I	wie bei 1 %.
	0,1	II	I	Sporangienanlagen, in den nächsten Tagen einige Zoosporen, später Gemmen.
	0,05	I	II	nach 48 Stunden eine Menge Sporangien.
ninsäure	0,5	III	0	auch in den folgenden Tagen steril.
$_2$)$(CO_2H)_2$	0,1	III	0	am 5. Tage einzelne Sporangien, später Oogonien.
Soda ralisirt.	0,05	II	0—I	am 2. Tage zahlreiche Sporangien.
	0,01	II	I	am 2. Tage mehr Sporangien.
	0,005	I	III	ebenso in den nächsten Tagen.
tamin	0,4	II	0	ebenso in den nächsten Tagen.
H_2)CO_2H $CONH_2$	0,1	II	0	am 3. Tage einzelne Sporangienanlagen.
	0,05	II	0—I	einzelne Sporangienanlagen, am 3. Tage bewegliche Zoosporen.
	0,01	II	I	in den nächsten Tagen neben deutlichem Wachsthum eine Anzahl Sporangien.
	0,005	I	III	ebenso in den nächsten Tagen.
eucin	2	III	0	auch später ohne Sporangien, dann Oogonien.
H_2)CO_2H				
	1	III	0	am 7. Tage Oogonien.
	0,5	III	0	am 4. Tage Oogonien.
	0,1	III	0	am 5. Tage Oogonien.
	0,05	II	0—I	einzelne Sporangien auch in den nächsten Tagen, am 4. Tage Oogonien.
	0,01	II	I	nach 48 Stunden viele Sporangien, später Oogonien.
	0,005	I	II	in den nächsten Tagen mehr Sporangien.
aurin	1	I	II	
H_2)SO_3H	0,5	0—I	III	lebhafte Zoosporenbildung in den nächsten Tagen.
	0,1	0—I	III	
rosin $(NH_2)(CO_2H)$	gesättigt, ca. 0,04 % im Ueberschuss	II	0	am 2. Tage einzelne Sporangien, ebenso in den nächsten Tagen neben deutlichem Wachsthum, später Oogonien.

Die Amidosäuren sowie deren Amide treten als regelmässige Spaltungsproducte der eiweissartigen Substanzen auf. Die Versuche zeigen, dass sie gleichzeitig als C- und N-Quelle für das Wachsthum von *Saprolegnia* geeignet sind, wenn auch der Nährwerth der einzelnen Substanzen sehr verschieden ist. Allgemein spricht sich in dem Verhalten des Pilzes die Regel aus, dass mit steigendem C-Gehalt der Nährwerth der Amidosäuren wächst Der einfachste Körper dieser Art, die Amidoessigsäure oder Glykokoll, unterhält zweifellos etwas das Wachsthum, aber doch in geringem Grade, so dass die Zoosporenbildung schon bei einer Lösung von 0,1 % eintritt. Das Wachsthum nimmt zu bei Alanin, Asparaginsäure, Glutaminsäure, bis es bei der kohlenstoffreichsten Verbindung, dem Leucin, schon fast so lebhaft ist wie bei Eiweissstoffen. In einer Lösung von 0,05 % Leucin überwiegt das Wachsthum meist die Zoosporenbildung, die intensiv erst bei 0,005 % eintritt. Die Regel scheint nicht zu stimmen, wenn man das Verhalten des Sarkosins und Betains vergleicht, die beide kohlenstoffreicher als Glykokoll sind, und dennoch schlechter ernähren als dieses. Hier liegt aber der Grund darin, dass der wesentliche Charakter der Amidosäure, die Amidogruppe, in Folge des Ersatzes der Wasserstoffatome durch Methylgruppen verloren gegangen ist. Nun hätte man erwarten sollen, dass die Amide der Amidosäuren d. h. Körper mit zwei Amidogruppen viel günstiger für das Wachsthum des Pilzes wären als die entsprechende Amidosäure selbst. Aber in den mehrfach wiederholten Versuchen mit Asparagin- und Glutaminsäure sowie mit Asparagin und Glutamin zeigte sich eher ein Vortheil für das Wachsthum bei den ersteren. Vielleicht hängt diese Thatsache damit zusammen, dass die Gruppe — $CONH_2$ überhaupt eine relativ geringe Bedeutung für die Ernährung von *Saprolegnia* hat (siehe unten Tabelle III und IV; vergl. Nägeli, 79, p. 401).

In die Reihe der wichtigen Spaltungsproducte der Eiweissstoffe gehört auch das Tyrosin (Oxyphenylalanin), das ähnlich wie die anderen Amidosäuren lebhaftes Wachsthum der *Saprolegnia* unterhält. Da dieser Körper aber sehr schwer im Wasser löslich ist, so ist selbst bei Sättigung nur eine sehr verdünnte Lösung vorhanden, die durch das Wachsthum der Hyphen sehr leicht zu jener Verdünnung gebracht wird, bei der Zoosporenbildung eintreten muss.

Tabelle III.

Saprolegnia-Mycelium aus Erbsenwasser in organischen N-Verbindungen (excl. Amidosäuren) nach 24 Stunden.

Substanz	Procentgehalt	Wachsthum	Sporangienbildung	Bemerkungen
Harnstoff $CO(NH_2)_2$	2	I	0—I	nur Sporangienanlagen; nach 48 Stunden viele solche Anlagen; später Gemmen.
	1	I	0—I	Sporangien mit fertigen, meist nicht austretenden Zoosporen; nach 48 Stunden viele Sporangien und Zoosporen.
	0,5	0—I	II	ebenso in den nächsten Tagen.
	0,1	0—I	III	ebenso in den nächsten Tagen.
Aethylurethan $CO(NH_2)OC_2H_5$	2	0—I	0	Hyphen kränklich.
	1	I	II	meist nur Sporangienanlagen, ebenso in den folgenden Tagen.
	0,5	0—I	II	viele bewegliche Zoosporen, ebenso in den nächsten Tagen.
	0,1	0—I	III	ebenso in den nächsten Tagen.
Hydantoin $CO\left\langle \begin{array}{l} NH \cdot CO \\ NH \cdot CH_2 \end{array} \right.$	0,5	0—I	I	nach 48 Stunden viele normale Sporangien.
	0,1	0—I	II	ebenso.
Biuret $CO\left\langle \begin{array}{l} NH_2 \\ NH \cdot CO \cdot NH_2 \end{array} \right.$	2	0—I	0—I	einzelne Sporangienanlagen; Mycelium kränklich.
	1	0—I	I	wenige Zoosporen; nach 48 Stunden viele Sporangien, aber Zoosporen nicht recht austretend.
	0,5	0—I	II	viele Zoosporen, nicht austretend oder nach dem Austreten unregelmässig geformt.
	0,1	0—I	II	normale Sporangienbildung.
Kreatin $(NH)\left\langle \begin{array}{l} NH_2 \quad CO_2H \\ N(CH_3)CH_2 \end{array} \right.$	1	I—II	0	nach 4 Tagen eine Anzahl Sporangienanlagen.
	0,5	I	0—I	nach 48 Stunden viele normale Sporangien.
	0,1	I	II	ebenso in den nächsten Tagen.
Parabansäure $CO\left\langle \begin{array}{l} NH - CO \\ NH - CO \end{array} \right.$ mit Soda neutralisirt	0,5	I—II	0	in den nächsten Tagen einzelne Sporangienanlagen.
	0,1	I	I	nach 48 Stunden viele Sporangienanlagen; relativ wenige Zoosporen.
	0,05	I	II	normale Sporangien.
	0,01	0—I	II	ebenso in den nächsten Tagen.

Tabelle III (Fortsetzung).

Substanz	Procent-gehalt	Wachsthum	Sporangien-bildung	Bemerkungen
Allantoin $CO\langle{}^{NH - CH - NH}_{NH - CO - NH_2}\rangle CO$	gesättigt, im Ueberschuss	I	II	normale Sporangien, viele Zoosporen
	0,5	0—I	III	ebenso.
Harnsäure $CO\langle{}^{NH - CO}_{NH - C - NH}\rangle$ C—NH $\rangle CO$	gesättigt im Ueberschuss	I	II	ebenso in den nächsten Tagen.
Harnsaures Ammon	ebenso	I	II	ebenso in den nächsten Tagen
Acetamid	1	0	0	abgestorben.
CH_3CONH_2	0,5	I	[illegible]	nach 2 Tagen abgestorben.
	0,1	I	I	Sporangien in den nächsten Tagen
	0,05	0—I	II	ebenso.
Valeramid	0,5	0	0	abgestorben.
$C_4H_9O(NH_2)$	0,1	0—I	0	nach 2 Tagen abgestorben.
	0,05	0—I	0	in den nächsten Tagen Sporangien Zoosporen auch angelegt, aber kam vor der Reife verquellend. Austreten des Plasmas an den sich terminal öffnenden Sporangien.
	0,01	0—I	[illegible]	normale Sporangien
Glukosamin	1	0—I	0	Mycelium krankelnd.
$C_6H_{11}O_5(NH_2)$	0,5	0—I	0	wie bei 1%.
in Form der salzsauren Verbindung durch kohlensaures	0,1	I	0—I	Sporangienanlagen; in den nächsten Tagen wenig Wachsthum, vereinzelte Sporangienanlagen
Kali neutralisirt	0,05	I	I	nach 48 Stunden lebhafteres Wachsthum, eine Anzahl Sporangien.
Butylamin	0,5	I	0	in den nächsten Tagen krankelnd
$C_4H_9(NH_2)$ mit Salzsäure neutralisirt	0,1	I	I	auch in den nächsten Tagen neues Wachsthum einige normale Sporangien.
	0,05	0—I	II	ebenso in den nächsten Tagen.
	0,01	0—I	III	ebenso.
Hydrazin	0,5	0	0	abgestorben.
N_2H_4	0,1	0—I	0	Mycelium kränkelnd.
salzsaure Verbindung	0,05	0—I	0	nach 2 Tagen todt.
durch Soda	0,01	0—I	[illegible]	wie bei 0,05%.
neutralisirt	0,005	0—I	0	nach 3 Tagen todt.

Tabelle III (Fortsetzung).

Substanz	Procent-gehalt	Wachsthum	Sporangien-bildung	Bemerkungen
.examethylenamin $(CH_2)_6N_4$	2	0—I	0	Mycelium meist abgestorben; einige lebende zarte Hyphen fortwachsend.
	1	0—I	0	zartes, wenig wachsendes Mycelium; später Gemmen.
	0,5	0—I	0	wie bei 1%.
	0,1	0—I	II	ebenso in den nächsten Tagen.

Unter den organischen Stickstoffverbindungen der Fettreihe teressiren abgesehen von den vorhin behandelten Amidosäuren sonders die Körper der Harnstoff- und Harnsäuregruppe, die s Endproducte des thierischen Stoffwechsels auftreten. Die ıbelle III zeigt, dass *Saprolegnia*-Mycelium geringe Fähigkeit sitzt, diese Substanzen als Nahrung zu benutzen. Relativ am eisten können Kreatin und Parabansäure verarbeitet werden, .nn auch Allantoin und Harnsäure, die aber wegen ihrer ge-ıgen Löslichkeit die Zoosporenbildung neben Wachsthum ver-.lassen. Um zu prüfen, ob diese Substanzen neben einer anderen ohlenstoffquelle den Stickstoff wenigstens liefern können, stellte h einige Versuche an, indem ich mit ihnen eine Rohrzuckerlösung n 1% mischte, d. h. eine Lösung, die wohl etwas Wachsthum :r *Saprolegnia* veranlasst, aber nicht genügend, um die Zoosporen-ldung zu unterdrücken. Wenn ich einer solchen Lösung von % Rohrzucker 0,01% Glutaminsäure (neutralisirt) zufüge, die i dieser Verdünnung für sich allein ebenfalls Zoosporenbildung rbeiführt, so findet in den ersten Tagen lebhaftes und aus-hliessliches Wachsthum statt. In der folgenden Tabelle IV (p. 528) ıd die Resultate der Versuche mit den stickstoffhaltigen organischen örpern angegeben, meist solchen der Tabelle III, aber auch mit ıigen der Tabelle II. Bei der Mehrzahl wandte ich eine Ver-.nnung von 0,1% an, d. h. eine solche, bei der alle die ge-üften Körper für sich allein Zoosporenbildung veranlassen.

Die Mehrzahl der Stickstoffverbindungen befördert in einer ösung von 1% Rohrzucker etwas das Wachsthum der Pilzhyphen, ıer nur wenige, wie z. B. Parabansäure, thuen es in einem solchen rade, dass die Zoosporenbildung nach 24 Stunden unterdrückt

ist. Alle diese Körper besitzen einen geringeren Nährwerth, sei es als N- oder C-Quelle wie das Glykokoll, d. h. jene Substanz, die unter den Amidosäuren für *Saprolegnia* als die relativ ungünstigste zu bezeichnen ist. Auch die neben den Körpern der Harnstoff- und Harnsäuregruppe geprüften Substanzen wie Acetamid, Valeramid, Butylamin, Glukosamin gehören zu den weniger günstigen Nährstoffen, wenn auch Butylamin sowohl für sich allein als auch besonders nach Mischung mit 1 % Rohrzucker merkbares Wachsthum hervorruft. Direct giftig wirkt das Hydrazin, dessen schädlichen Einfluss auf lebende Organismen O. Loew (93, p. 40) bereits hervorgehoben hat; das Gleiche gilt auch vom Oxamid.

Tabelle IV.

Saprolegnia-Mycelium aus Erbsenwasser in 1 % Rohrzucker gemischt mit N-haltigen organischen Stoffen.

Substanz	Procent-gehalt	Wachsthum	Sporangien-bildung	Bemerkungen
Taurin	0,1	0—I	II	viele Sporangien in den nächsten Tagen.
Harnstoff	0,1	0—I	II	auch nach 3 Tagen wenig Wachsthum, eine Anzahl Sporangien.
Sarkosin	0,1	I	I	nach 48 Stunden viele Sporangien
Betain	0,2	I—II	0—I	nach 48 Stunden viele Sporangien
Acetamid	0,1	I—II	0—I	nach 48 Stunden viele Sporangien.
Glukosamin	0,1	I—II	I	nach 48 Stunden viele Sporangien.
Allantoin	0,1	I—II	I	nach 48 Stunden lebhaftes Wachsthum, daneben Sporangienbildung.
Kreatin	0,1	I—II	I	wie bei Allantoin.
Harnsäure	gesättigt	I—II	II	in den nächsten Tagen fortdauerndes Wachsthum neben Zoosporenbildung.
Butylamin	0,1	I—II	0	nach 48 Stunden eine Anzahl Sporangien, in den nächsten Tagen nicht recht wachsend.
Parabansäure	0,1	I—II	0	auch nach 48 Stunden Mycelium steril, aber nicht lebhaft wachsend.
Glykokoll	0,1	II	0	nach 48 Stunden einzelne Sporangien.
Glutaminsäure	0,01	III	0	nach 4 Tagen vereinzelte Sporangien, dann Oogonien.
Rohrzucker allein	1	I	II	fortgehende Sporangienbildung in den nächsten 3 Tagen.

Tabelle V.

ia-Mycelium aus Erbsenwasser in Kohlehydraten nach 24 Stunden.

ız	Procent-gehalt	Wachsthum	Sporangien-bildung	Bemerkungen
:ker	5	II	0	auch weiterhin ganz steril; Hyphen auffallend weiss, lichtbrechend.
	1	II	0	bis zum Ende der Kultur steril wie bei 5%.
	0,8	II	0—I	nach 48 Stunden nur Wachsthum, ebenso später.
	0,5	II	I	nach 48 Stunden nur wenige Sporangien, später keine mehr.
	0,1	I	II	in den nächsten Tagen Sporangienzahl abnehmend, schliesslich nur Wachsthum.
s	2	I	0—I	auch in den nächsten Tagen nur vereinzelte Sporangienanlagen.
	1,5	I	0—I	vereinzelte Sporangienanlagen; nach 48 Stunden wenige reife Sporangien.
	1	I	I	nach 48 Stunden mehr Sporangien; ihre Bildung fortgehend bis zum 4. Tage.
	0,5	I	II	ebenso in den nächsten Tagen.
	0,1	0—I	III	ebenso in den nächsten Tagen.
e	[illegible]	II	0	nach 48 Stunden einzelne Sporangienanlagen: später nur steriles Mycelium.
	2	I	II	ebenso nach 2 und 3 Tagen, dann nur Wachsthum, steriles Mycelium.
	1	I	II	ebenso nach 2 und 3 Tagen; später nur steril.
	0,5	I	II	ebenso in den nächsten Tagen.
ter	20	0—I	0	sehr langsames Wachsthum; Bildung höchst unregelmässig geformter Anschwellungen.
	10	I	0	langsames Wachsthum auch weiterhin.
	8	I	0	nur steriles Mycelium weiterhin.
	6	I—II	0	wie bei 8%.
	5	II	0—I	nach 48 Stunden keine Sporangien mehr; später nur steril.
	2	II	I	nach 48 Stunden eine Anzahl Sporangien, nach 3 Tagen vereinzelte; dann nur steril.
	1	I	II	ebenso in den nächsten Tagen; später einige Oogonien.

Tabelle V (Fortsetzung).

Substanz	Procentgehalt	Wachsthum	Sporangienbildung	Bemerkungen
Maltose	2	II	0	auch später nur Wachsthum.
	1	II	0	wie bei 2%.
	0,5	II	0	wie bei 2%.
	0,2	II	0—I	in den nächsten Tagen keine Sporangien mehr; nur Wachsthum.
	0,1	II	0—I	wie bei 0,2%; später einzelne Oogonien.
	0,05	I	I	ebenso in den nächsten Tagen
Milchzucker	2	I	II	auch in den nächsten Tagen, dann abnehmend.
	1	I	II	wie bei 2%.
	0,5	0—I	III	ebenso in den nächsten Tagen.
	0,01	0—I	III	wie bei 0,5%.
Lösliche Stärke	0,5	II	I	in den nächsten Tagen ausschliesslich Wachsthum.
	0,1	II	I	wie bei 0,5%; nach einigen Tagen einzelne Oogonien.
Glykogen	1	II	0	auch später nur Wachsthum, ganz steril.
	0,5	II	0	wie bei 1%.
	0,2	II	0	später einzelne Oogonien
	0,1	II	0—I	nach 48 Stunden ganz vereinzelte Sporangien, dann nur Wachsthum, später einzelne Oogonien.
	0,05	II	I	auch weiterhin überwiegendes Wachsthum, dann einzelne Oogonien.
Dextrin	5	I	0	langsames Wachsthum weiterhin steril.
	2	I	0—I	auch in den nächsten Tagen nur einzelte Sporangien; dann steril.
	1	I	0—I	wie bei 2%.
	0,5	I	0—I	wie bei 2% und 1%.
	0,1	I	I	nach 48 Stunden etwas mehr Sporangien, später einzelne Oogonien

Die Kohlehydrate, die für andere Pilze, z. B. die Mucorineen, einen sehr grossen Nährwerth besitzen, treten bei *Saprolegnia* an Bedeutung etwas zurück. Allerdings sind die Versuche in dieser Beziehung nicht streng beweisend, weil dem Mycelium keine

bindungen zur Verfügung standen. Das Wachsthum in den
24 Stunden hängt aber in erster Linie von dem Kohlenstoff
ı das im Erbsenwasser aufgewachsene Mycelium einen ge-
N-Vorrath besitzt, der für die erste Zeit ausreicht. Unter
Umständen zeigt die Tabelle, dass bei gleicher Versuchs-
lung die einzelnen Kohlehydrate einen sehr verschiedenen
erth besitzen, eine Thatsache, die auch für andere Pilze
tellt ist; vergl. z. B. Pfeffer 97, p. 367. Am günstigsten sind
e und Glykogen, schon weniger günstig der Traubenzucker
ohrzucker, die sonst an erster Stelle bei andern Pilzen
, noch weniger Lävulose, Galactose, am ungünstigsten Milch-
und Dextrin.

uffallend unterscheidet sich die Wirkung mancher Kohle-
e von derjenigen der früher erwähnten organischen Ver-
gen darin, dass die Zoosporenbildung auch bei relativ hohen
ntrationen stattfindet, z. B. in 5% Rohrzucker, in 4% Galac-
Das Aufhören des Processes bei noch höherer Concentration
wohl durch eine direct hemmende osmotische Wirkung der
enden Lösungen. Dagegen ist es schwer zu entscheiden, ob
proc. Lösung von Traubenzucker nur durch die Förderung
'achsthums die Zoosporenbildung verhindert oder sie direct
t; doch ist wohl das erstere wahrscheinlicher als das letztere.

Tabelle VI.

egnia-Mycelium aus Erbsenwasser in organischen Säuren nach 24 Stunden.

stanz	Procentgehalt	Wachsthum	Sporangienbildung	Bemerkungen
nsäure	0,5 — 0,005	0	0	abgestorben.
	0,002	0—I	0	bald absterbend.
	0,001	0—I	III	
nsaures nmon	1	I	0	langsames Wachsthum in den nächsten Tagen.
	0,5	I	0	wie bei 1%, nach 5 Tagen viele Sporangienanlagen, dann Gemmen.
	0,1	I	II	auch in den nächsten Tagen normale Sporangien, dann Gemmen.
	0,05	0—I	III	

Tabelle VI (Fortsetzung).

Substanz	Procent-gehalt	Wachsthum	Sporangien-bildung	Bemerkungen
Weinsaures Kali	1	0—I	0	nach 48 Stunden vereinzelte Sporangienanlagen.
	0,5	I	0—I	nach 48 Stunden viele Sporangienanlagen, dann Gemmen.
	0,1	0—I	III	
Citronensaures Natron	1	0—I	0	Mycelium kränkelnd, später absterbend.
	0,5	0—I	0	
	0,1	0—I	II	ebenso normale Sporangien nach 48 Std.
Saures äpfelsaures Ammon	0,5	I	0—I	Mycelium zum Theil abgestorben, zum Theil wachsend; ganz vereinzelte Sporangienanlagen.
	0,1	II	0	lebhaftes Wachsthum in den folgenden Tagen.
	0,05	II	0	nach 4 Tagen einzelne Sporangien neben Oogonien.
	0,04	II	0	wie bei 0,05 %.
	0,02	II	0	wie bei 0,05 %.
	0,01	II	0—I	in den nächsten Tagen neben Sporangien auch Oogonien.
Valeriansaures Ammon (durch Soda neutralisirt).	0,5 — 0,1	[illegible]	0	abgestorben.
	0,05	I	I	nur Sporangienanlagen, nach 4 Tagen viele Gemmen.
	0,01	0—I	II	
Saures oxalsaures Ammon	0,1	0	0	
	0,05	0—I	0	nach 48 Stunden abgestorben.
	0,01	0—I	0	nach 4 Tagen abgestorben.
	0,005	0—I	[illegible]	nach 48 Stunden einige Sporangienanlagen.
Oxaminsaures Ammon	0,5	0—I	0	
	0,1	0—I	I	normale Sporangien, nach 48 Stunden kränkelnd.
	0,05	0—I	II	
Chinasäure	0,5—0,01	0	0	
	0,005	0—I	I	zum Theil abgestorben, zum Theil lebend vereinzelte Sporangienanlagen, nach 48 Stunden einige Zoosporen.

Tabelle VI (Fortsetzung).

Substanz	Procent-gehalt	Wachsthum	Sporangien-bildung	Bemerkungen
Hippursaures	1—0,5	0	0	
Natron	0,1	0—I	0—I	nach 48 Stunden einzelne Sporangien-anlagen; nach 3 Tagen wenige reife Sporangien, später Gemmen.

Im Gegensatz zu vielen anderen Pilzen zeichnet sich *Sapro-mia* durch ihre grosse Empfindlichkeit gegen Säuren aus. Aller-ngs vermag das Mycelium in schwach sauren Substraten wie B. in der Gelatine ungestört zu wachsen; es ernährt sich ohne haden von den einbasischen Amidosäuren, wie Alanin, Leucin, nn auch bei diesen die Wirkung der Carboxylgruppe durch die midogruppe überhaupt kaum in Betracht kommt. Dagegen sind freien zweibasischen Amidosäuren, Asparagin- und Glutamin-ure ohne vorhergehende Neutralisation trotz ihres Nährwerthes st bei sehr starker Verdünnung brauchbar.

Die Asparaginsäure tödtet das Mycelium noch bei einer Con-ntration von 0,05 %. Bei 0,01 % stirbt ebenfalls ein Theil des yceliums ab, während ein anderer sich allmählich erholt und dann haft weiterwächst. Auch bei der freien Parabansäure gestattet st eine Lösung von 0,01 % das Wachsthum und die Zoosporen-ldung des Pilzes. Noch empfindlicher ist er nach den Angaben r Tabelle gegenüber Weinsäure und Chinasäure. Desshalb ist für die Versuche mit allen deutlich sauer reagirenden Substanzen thwendig die Lösung neutral oder wenigstens schwach sauer zu achen.

Die Salze der geprüften organischen Säuren besitzen für das ycelium von *Saprolegnia* in der Mehrzahl einen nur geringen ihrwerth. In sehr verdünnten Lösungen erfolgt Zoosporen-dung; in etwas concentrirteren bleibt sie aus, aber nicht in Folge haften Wachsthums, sondern weil die Substanz schädlich wirkt. lbst das für andere Pilze so günstig wirkende, weinsaure Ammon laubt nur geringes Wachsthum. Dagegen ist das saure apfel-ure Ammon, dessen Nährwerth auch bei *Sporodinia* (Klebs 98, 39) hervortrat, zu den sehr günstigen Nährsubstanzen zu rechnen. s stellt sich den höheren Amidosäuren wie dem Leucin an die Seite.

Tabelle VII.

Saprolegnia-Mycelium aus Erbsenwasser in Glykosiden und Alkaloiden nach 24 Stunden.

Substanz	Procentgehalt	Wachsthum	Sporangienbildung	Bemerkungen
Coniferin $C_{16}H_{22}O_8$	0,5	II	0	auch in den folgenden Tagen lebhaftes Wachsthum bis zum Ende der Kultur Mycelium steril.
	0,1	II	0—I	in den folgenden Tagen neben dem Wachsthum eine Anzahl normaler Sporangien, später Oogonien.
	0,05	I	II	ebenso in den nächsten Tagen.
	0,01	0—I	III	ebenso in den nächsten Tagen.
Amygdalin $C_{20}H_{27}NO_{11}$	1	I	0	langsames Wachsthum auch in den nächsten Tagen, nach 4 Tagen absterbend.
	0,5	II	0—I	nach 48 Stunden lebhaftes Wachsthum, vereinzelte Sporangienanlagen, später ganz steril.
	0,1	I	II	nach 48 Stunden überwiegendes Wachsthum, nach 3 Tagen viele Sporangien.
Aesculin $C_{15}H_{16}O_9$	gesättigt im Ueberschuss	I	II	auch in den nächsten Tagen neben Wachsthum eine Menge Sporangien später Oogonien.
Salicin $C_{13}H_{18}O_7$	2	I	0—I	auch nach 48 Stunden nur vereinzelte Sporangienanlagen.
	1	I	II	nach 48 Stunden neben Wachsthum eine Menge normaler Sporangien.
	0,5	I	II	wie bei 1 %.
	0,1	I	II	wie bei 1 %.
Saponin $C_{32}H_{54}O_{18}$	1	0—I	0	nach wenigen Tagen abgestorben.
	0,5	I	0	auch in den nächsten Tagen langsames Wachsthum, allmählich absterbend.
	0,1	I	0	wie bei 0,5 %.
	0,05	I	0—I	nur eine Anzahl Sporangienanlagen später absterbend.
Arbutin $C_{12}H_{16}O_7$	1	I	II	auch in den nächsten Tagen neben Wachsthum Sporangien.
	0,5	0—I	III	
	0,1	0—I	III	
Phloridzin $C_{21}H_{24}O_{10}$	gesättigt im Ueberschuss	0	0	Mycelium abgestorben.

Tabelle VII (Fortsetzung).

Substanz	Procentgehalt	Wachsthum	Sporangienbildung	Bemerkungen
Quercitrin $C_{36}H_{38}O_{20}$	gesättigt im Ueberschuss	0	0	abgestorben.
Theobromin $C_7H_8N_4O_2$	ebenso	0—I	III	nach 48 Stunden Mycelium entleert in Folge lebhaftester Zoosporenbildung.
Berberin $C_{20}H_{17}NO_4$	1—0,01	0	0	abgestorben.
	0,005	0—I	0—I	einzelne Sporangienanlagen; allmählich absterbend.
Coffeïn $C_8H_{10}N_4O_2$	0,1	0—I	0—I	Hyphenenden mit dichtem Inhalt, aber nicht als Sporangien abgegrenzt.
	0,05	0—I	0—I	eine Menge cylindrischer, oft sehr langer Sporangienanlagen.
	0,01	0—I	I	reife Sporangien auch hier lang cylindrisch, nicht angeschwollen.
	0,005	0—I	II	wie bei 0,01 %.

Die Glykoside üben entsprechend ihren sehr wechselnden chemischen Eigenschaften sehr verschiedenartige Wirkungen auf das Leben von *Saprolegnia* aus. Sehr günstig für das Wachsthum ist das Coniferin, das bei geringer Löslichkeit sich als ein vortrefflicher Nährstoff erweist und in dieser Beziehung den für *Saprolegnia* vortheilhaftesten Kohlehydraten, wie dem Glykogen, gleichkommt. Deutliches, aber doch geringeres Wachsthum veranlassen Amygdalin, Salicin und Aesculin; ziemlich indifferent verhält sich Arbutin, während Saponin eher schädlich wirkt und Phloridzin sowie Quercitrin direct giftig sind.

Die wenigen näher untersuchten Alkaloide sind bei der Verdünnung, in der sie nicht schädlich wirken, ohne besonderen Nährwerth. Die eigenthümlichste Wirkung zeigen verdünnte Coffeïnlösungen, insofern in ihnen ganz auffallend lange, in der Form nicht veränderte Hyphenstücke zu Sporangien umgebildet werden.

Anhangsweise will ich noch erwähnen, dass auch einige aromatische Körper abgesehen von schon früher erwähnten geprüft wurden. Wie nach den Erfahrungen anderer Forscher vorauszusehen war, sind solche Substanzen wie Hydrochinon, Cumarin, Vanillin, Scatol bei der Verdünnung, in der sie unschädlich sind, ohne Bedeutung für das Wachsthum.

Tabelle VIII.

Saprolegnia-Mycelium aus Erbsenwasser in anorganischen Salzen nach 24 Stunden.

Substanz	Procent-gehalt	Wachsthum	Sporangien-bildung	Bemerkungen
Knop'sche Nährlösung	2	0—I	0	sehr langsames Wachsthum; Hyphen sehr zart, nach 7 Tagen abgestorben.
	1	I	0	langsames Wachsthum, nach 6—7 Tagen viele Gemmen.
	0,5	I	0—I	nur Sporangienanlagen, in den folgenden Tagen viele Gemmen.
	0,1	0—I	II	normale Sporangien auch in den nächsten Tagen.
	0,05	0—I	III	ebenso in den nächsten Tagen.
Salpetersaures Kali	1	I	0—I	vereinzelte Sporangienanlagen, in den nächsten Tagen viele Gemmen.
	0,5	I	I	nur Sporangienanlagen, später Gemmen.
	0,4	I	I	wie bei 0,5 %.
	0,3	I	I	wie bei 0,5 %.
	0,2	I	I	normale Sporangien mit Zoosporen, nach 48 Stunden nur Anlagen, später Gemmen.
	0,1	I	II	nach 48 Stunden viele Sporangienanlagen, aber wenige reife Sporangien; später Gemmen.
Salpetersaures Ammon	1	I	0	nach 48 Stunden viele Sporangienanlagen, später Gemmen.
	0,5	I—II	0—I	nach 48 Stunden viele Sporangienanlagen, später Gemmen.
	0,1	II	0	erst nach 3 Tagen eine Anzahl normaler Sporangien.
Phosphorsaures Ammon	1	I	0—I	vereinzelte Sporangienanlagen, nach 48 Stunden einzelne Sporangien mit nicht austretenden Zoosporen.
	0,5	I	II	viele Sporangien mit anscheinend reifen, aber nicht austretenden Zoosporen, ebenso nach 2 und 3 Tagen; später viele Gemmen.
	0,1	0—I	III	normale Sporangien; Zoosporen rasch zur Ruhe kommend.

Tabelle VIII (Fortsetzung).

Substanz	Procentgehalt	Wachsthum	Sporangienbildung	Bemerkungen
Chlornatrium	1	0—I	0	Mycelium absterbend.
	0,5	0—I	0—I	einzelne Sporangienanlagen, später viele Gemmen.
	0,4	0—I	I	Zoosporen angelegt, aber nicht austretend; nach 48 Stunden viele Sporangien, nur wenige entleert; später voller Gemmen.
	0,3	0—I	II	normale Sporangien mit Zoosporen.
	0,1	0—I	III	
Kohlensaures Natron	0,5	0	0	Mycelium abgestorben.
	0,1	0—I	I	nach 48 Stunden viele Sporangien normal, später viele Gemmen.
	0,05	0—I	II	ebenso nach 48 Stunden.

Bei den Versuchen mit anorganischen Salzen konnten wegen mangelnden Kohlenstoffs nur die N-haltigen für das Wachsthum bis zu einem gewissen Grade in Betracht kommen. Das Mycelium musste dabei mit dem in ihm enthaltenen C-Vorrath auskommen. Bei den anderen Salzen sollten die Versuche nur ergeben, bei welcher Concentration sie den Process der Zoosporenbildung hemmen. Von den geprüften N-haltigen Salzen erweist sich das salpetersaure Ammon wie auch bei anderen Pilzen (Pfeffer 97, p. 398) als der günstigste Körper; es unterhält viel besser das Wachsthum als salpetersaures Kali oder Knop'sche Nährlösung, auch als die früher besprochenen Verbindungen des weinsauren oder valeriansauren Ammons. Das ging aus vergleichenden Versuchen hervor, bei denen die genannten Verbindungen mit 1% Rohrzucker gemischt wurden. Salpetersaures Ammon genügt in einer Verdünnung von 0,05%, um in 1% Rohrzuckerlösung nur Wachsthum hervortreten zu lassen. Bei der Concentration von 0,5% wirkt das salpetersaure Ammon für sich allein etwas hemmend auf das Wachsthum ein, so dass desshalb Sporangienanlagen zur Entwickelung kommen.

Die Concentration, bei der überhaupt die Sporangienbildung gehemmt wird, liegt bei allen geprüften Salzen relativ niedrig.

Interessant ist es, zu verfolgen, wie allmählich in verschiedenen Stufen diese Hemmung bemerkbar ist. Zuerst verschwindet die Fähigkeit der Zoosporen, aus dem Sporangium auszutreten (0,4% Chlornatrium, 0,5% phosphorsaures Ammon). Dann vermag das normal angelegte Sporangium nicht mehr reife Zoosporen zu bilden (0,5% salpetersaures Kali, Chlornatrium). Schliesslich unterbleibt auch die Anlage der Sporangien, wie z. B. in 1% Knop'scher Nährlösung.

Die Frage nach der Bedeutung der Aschenbestandtheile für *Saprolegnia* wird durch die vorliegenden Versuche nicht weiter berührt. Für das Wachsthum der Pilze in den ersten Tagen des Versuches genügte die im Impfmaterial vorhandene Menge von Kalium, Phosphor, Schwefel, Magnesium, abgesehen davon, dass mit vielen organischen Stoffen wie den Eiweisssubstanzen, Kohlehydraten noch Aschenbestandtheile in das Nährmedium hineinkommen. Auf die Bedeutung der verschiedenen Salze werden wir bei der Besprechung der Oosporenbildung näher eingehen.

Ueberblicken wir die Resultate der angeführten Versuche, so ergiebt sich, wie es nicht anders zu erwarten war, eine grosse Mannigfaltigkeit in den Wirkungen der verschiedenen chemischen Substanzen auf das Leben von *Saprolegnia*, wenn auch die allgemeine Regel sich bestätigt, dass lebhaftes Wachsthum und lebhafte Zoosporenbildung sich ausschliessen. Aber es ist sehr wesentlich zu beachten, dass das Unterbleiben der Zoosporenbildung auf zwei verschiedenen Wirkungen der chemischen Substanzen beruhen kann. Wenn ich ein gut ernährtes Mycelium in die Lösung eines organischen Körpers versetze, so kann diese das Wachsthum so fördern, dass die Zoosporenbildung ausbleibt; oder sie kann auf diesen letzteren Process in specifischer Weise hemmend einwirken. Dieser Unterschied der Wirkungsweise ist wesentlich, auch wenn man zugeben muss, dass es in manchen Fällen schwierig ist, eine sichere Entscheidung zu treffen, da die gleiche Substanz in verschiedenen Concentrationen beide Wirkungen auszuüben vermag. Die erste Art der Wirkung, die Unterdrückung der Zoosporenbildung durch Wachsthum, ist für die vorliegende Aufgabe von besonderer Bedeutung; denn sie wird von allen jenen Substanzen ausgeübt, die einen grösseren oder geringeren Nährwerth für den Pilz besitzen.

Aus dem Verhalten des Pilzmyceliums in den Lösungen der verschiedenen Stoffe geht unmittelbar ihr Nährwerth hervor, so weit sich dieser aus der Lebhaftigkeit des Wachsthums beurtheilen lässt, während die thatsächliche Gewichtszunahme unbeachtet bleibt. Nach den Darlegungen Pfeffer's (97, p. 376) kann ein organischer Stoff für sich allein ein schlechtes Nahrungsmittel sein, aber in Verbindung mit andern sehr wohl den Stoffwechsel fördern und den Lebensfunctionen wie der Athmung und dergl. dienen. Solche Wirkungen können nicht durch meine Versuche zur Beobachtung kommen. Sie geben nur den relativen Nährwerth der geprüften Substanzen unter den besonderen Verhältnissen der Versuchsanstellung. Weil aber in dieser das Versuchsmaterial eine sehr gleichartige Beschaffenheit besass, die anderen Bedingungen ebenfalls gleichmässig genug waren, so ist es durchaus berechtigt, die Resultate der Versuche miteinander zu vergleichen und Schlüsse über den Nährwerth daraus zu ziehen. Unzweifelhaft geht aus den Versuchen hervor, dass die Mehrzahl der Eiweisskörper sowie der höheren Amidosäuren die besten Nährstoffe für *Saprolegnia* sind. Unter den anderen Gruppen organischer Körper sind es immer nur vereinzelte Glieder, welche als besonders günstige Nahrungsmittel wirken. Als C- und N-Quelle zugleich kommt nur noch das saure äpfelsaure Ammon den Amidosäuren gleich. Gute C-Quellen sind unter den Kohlehydraten Glykogen und Maltose, unter den Glykosiden das Coniferin; als vortreffliche N-Quelle steht das salpetersaure Ammon an erster Stelle.

Alle diese Nährsubstanzen bewirken ausschliessliches Wachsthum des Myceliums im Laufe von 24 Stunden, nur wenn sie in einer gewissen Concentration angewandt werden. Verdünnt man ihre Lösungen allmählich, so kommt der Augenblick, wo der Gehalt an Substanztheilchen nicht mehr zu einer allseitigen Bethätigung des Wachsthums ausreicht und wo dann die Zoosporenbildung beginnt. Bestimmt man für die verschiedenen Substanzen das Minimum der Concentration, bei dem neben Wachsthum eben die Zoosporenbildung auftritt, so erhält man Zahlen, die einen ungefähren Maassstab für den relativen Nährwerth der Substanzen geben. Ich will die wichtigsten Nährstoffe nach aufsteigendem Concentrationsminimum in eine Reihe ordnen, aus der dann unmittelbar der abnehmende Nährwerth hervorgeht.

Pepton . . . . 0,005 %
Hämoglobin . . . . 0,01 „

saures äpfelsaures Ammon . . .	0,01	%
Leucin	0,05	"
Glutaminsäure	0,05	"
Gelatine	0,05	"
Fleischextract	0,05	"
Asparaginsäure	0,1	"
Alanin	0,1	"
Glykogen	0,1	"
Maltose	0,1	"
Coniferin	0,1	"
Asparagin	0,5	"
Glykokoll	0,5	"
Traubenzucker	0,8	"

Die Zahlen haben nur einen begrenzten Werth; sie gelten zunächst nur für die Bedingungen, unter denen die Versuche gemacht wurden. Bei diesen wurde das Mycelium aus der Erbsenkultur zuerst während ca. 1 Stunde ins Wasser gelegt. Dadurch erhielt das Mycelium bereits eine gewisse Neigung zur Zoosporenbildung. Wenn auf der einen Seite die wachsthumsfördernde Wirkung der Substanzen um so schärfer hervortritt, so sind die Zahlen doch andrerseits ein wenig zu hoch. Ich habe in anderen Versuchen, die mit Rücksicht auf die Ooosporenbildung angestellt wurden, das Auswaschen vermieden und das Mycelium direct aus der Erbsenkultur in die Lösung gebracht. Dann findet z. B. in 0,01 % Hämoglobin 0,05 % Gelatine, Fleischextract nach 24 Stunden meist keine Sporangienbildung statt. Bei Mycelien, die unter nicht näher bekannten Bedingungen aufgewachsen sind, können die Zahlen noch mehr schwanken, da der Ernährungszustand kurz vor dem Versuch, wie wir noch weiter sehen werden, für das Verhalten des Myceliums sehr wichtig ist.

Mögen nun die Zahlen für das Concentrationsminimum etwas schwankend sein, die Thatsache, dass ein solches Minimum besteht, ist unzweifelhaft. Sie erregt unser Interesse, weil das Minimum nicht bedingt ist durch die absolute Menge der vorhandenen Substanztheilchen, sondern durch deren Anzahl in der Volumeinheit. Selbst in den verdünnten Lösungen war die absolute Menge der Nährtheilchen im Verhältniss zur Kleinheit des benutzten Myceliums in den ersten 24 Stunden ausreichend. Besondere Versuche zeigten klar, dass eine Vermehrung der Nährtheilchen bei gleichbleibender Concentration keinen Einfluss hat.

Ich nahm z. B. 200 ccm einer 0,005% Hämoglobinlösung (absolute Menge 0,01 g) und brachte etwas Mycelium hinein. Es bildete darin lebhaft Zoosporen, während die gleiche Menge von 0,01 Hämoglobin als 0,05% Lösung in 20 ccm Wasser nur Wachsthum gestattete. Analoge Erscheinungen, bei denen die Concentration der Nährflüssigkeit wesentliche Bedeutung für einen Lebensprocess hat, finden sich auch bei anderen Pilzen z. B. *Sporodinia* (Klebs 98, p. 33), nur dass hier umgekehrt der Fortpflanzungsprocess in Form der Zygotenbildung erst erfolgen kann, wenn die Concentration einen gewissen Werth erreicht. Man kann die Annahme machen, dass das Eindringen der Nährstoffe in das Pilzplasma von der Concentration abhängt, indem bis zu einer gewissen Grenze mit steigender Concentration mehr Nährtheilchen in der Zeiteinheit hineingelangen. Hier bei *Saprolegnia* bewirkt das lebhafte Eindringen nur Wachsthum; sowie es bis zu einem bestimmten Minimum sinkt, werden dadurch andere chemische Processe im Zellinnern veranlasst, die dann Sporangienbildung herbeiführen. Je nachdem die Substanz leichter oder schwieriger vom Pilzplasma verarbeitet wird, nimmt das Concentrationsminimum verschiedene Werthe an, die in letzter Linie von den uns unbekannten Beziehungen der bestimmten chemischen Substanzen zu den specifischen Eigenschaften des Pilzes abhängen. In all den näher angeführten Versuchen waren die Substanzen für sich allein geprüft; die Werthe für ihr Concentrationsminimum gelten auch nur dafür. Denn wenn zwei Nährstoffe, z. B. 0,05% Glykogen und 0,05% salpetersaures Ammon, gemischt werden, so summiren sich ihre das Wachsthum fördernden Wirkungen; das Minimum wird für jede der Substanzen durch die sie begleitende andere deutlich erniedrigt.

In allen jenen Lösungen, deren Gehalt dem Concentrationsminimum entspricht oder noch niedriger als dieses ist, hört nicht momentan das Wachsthum auf und herrscht allein die Zoosporenbildung. Beide Processe gehen nebeneinander her in wechselnder Intensität, wie es ebenso geschieht, wenn der Substanzgehalt durch den Stoffwechsel des Myceliums selbst so verringert wird, dass er unter das Minimum sinkt. Dieses gleichzeitige Stattfinden der beiden entgegengesetzten Processe erklärt sich daraus, dass in einer ruhig stehenden Kultur die Hyphenenden verschiedenen Bedingungen ausgesetzt sind. Die äussersten Enden der centrifugal sich ausbreitenden Mycelmassen kommen noch mit ganz frischen Substanztheilchen in Berührung, während andere etwas zurück-

liegende solche nicht mehr in genügender Menge erhalten; die ersteren Hyphen können wachsen, die letzteren bilden Zoosporen.

Steigert man die Concentration der Nährlösung über ein gewisses Maass hinaus, so tritt in der unverändert stehen bleibenden Kultur überhaupt niemals Zoosporenbildung ein. Sehr auffallend ist dabei, dass bei manchen an und für sich äusserst günstigen Nährstoffen dieses Maximum nur wenig höher wie das Minimum liegt. Bereits in Lösungen von 0,5 % Pepton, Gelatine, Fleischextract findet unter keinen Umständen Zoosporenbildung statt; selbst in 0,01 % Gelatine oder Pepton, wo anfangs Sporangien in geringer Menge entstehen, beobachtet man später ausschliessliches Wachsthum. Nach 4—5 Wochen, nachdem das Mycelium die Kulturflüssigkeit ausgefüllt hat, bemerkt man in den Hyphen Contractionen des Plasma; es sammelt sich in einzelnen Massen an, die durch helle mit Flüssigkeit erfüllte Räume getrennt werden. Wenn man zu dieser Zeit das Mycelium in frische Nährlösung überführt, so erholt es sich wieder. In anderem Falle geht es zu Grunde, ohne irgend welche Dauerzustände gebildet zu haben. Da bei verdünnteren Lösungen von Pepton, Gelatine etc. nach Erschöpfung der Nahrung wenigstens Gemmen auftreten können, so muss man annehmen, dass in den höher concentrirten Lösungen schädlich wirkende Substanzen durch den Stoffwechsel des Pilzes erzeugt werden. In der That kann man bei bakterienfreien Peptonkulturen von *Saprolegnia* nach einiger Zeit eine alkalische Reaction nachweisen, die auf dem Entstehen von Ammoniak beruht, das höchst wahrscheinlich als kohlensaures Ammon in der Flüssigkeit vorhanden ist. Die Hemmung des Wachsthums, das schliessliche Absterben des Pilzes erfolgt in den Peptonlösungen, bevor das Pepton verbraucht ist. Denn wenn die alkalisch reagirende Peptonlösung durch Zusatz von biphosphorsaurem Kali neutralisirt resp. schwach sauer gemacht wird und man dann frisches Mycelium hineinbringt, so wächst dieses lebhaft darin weiter. Neben Ammoniak könnten bei längerer Kultur noch andere unbekannte Stoffwechselproducte sich allmählich ansammeln und schädlich wirken. Nimmt man einfacher zusammengesetzte Körper z. B. Leucin, so werden solche schädliche Stoffwechselproducte nur in geringer Menge erzeugt, da bei abnehmendem Wachsthum in Folge der Verarbeitung des Leucins schliesslich Oogonien oder Gemmen erscheinen. Wenn aber in solchen Kulturen Bakterien in grösserer Menge auftreten, so sind es deren Stoffwechselproducte, die in

hohem Grade schädlich wirken, so dass eine Fortpflanzung des Pilzes unmöglich wird; ähnliches kann man an vielen durch Bakterien stark verunreinigten Nährlösungen beobachten.

Selbst in solchen Nährlösungen, wie z. B. mit Leucin, wo schädliche Stoffwechselproducte sich nicht bemerkbar machen, auch die Bakterien fehlen, tritt Zoosporenbildung später nicht von selbst ein, wenn die Concentration von vornherein lebhaftes Wachsthum bedingt. Schliesslich muss auch in solchen Kulturen Nahrungsmangel erfolgen; warum aber bewirkt er nicht Zoosporenbildung? Der Grund dafür liegt wahrscheinlich darin, dass der Nahrungsmangel und damit auch die Abnahme des Wachsthums zu allmählich eintritt, in Folge dessen die Hyphenenden langsam in einen schlechten Ernährungszustand gerathen, in welchem dann der Reiz des Nahrungsmangels in der Umgebung unwirksam ist. Wenn man in der ersten Zeit der Kultur z. B. in Leucin, ebenso auch in Pepton etc., das Mycelium aus der Nährflüssigkeit in reines Wasser versetzt, so erfolgt lebhafte Zoosporenbildung. Gegen Ende der Kultur, wo das Mycelium, sei es in Folge der langsamen Nahrungsabnahme, sei es in Folge der Stoffwechselproducte, geschwächt worden ist, vermag es beim Uebergang in reines Wasser nicht mehr Zoosporen zu bilden. Es muss zuerst durch kräftige Ernährung in den richtigen Reizzustand übergeführt werden.

Diese Abhängigkeit der Zoosporenbildung von dem guten Ernährungszustand des Myceliums ist noch auffallender in allen jenen Versuchen, in denen Substanzen von beschränktem Nährwerth für die Kultur benutzt werden. Hierhin gehören vor allem die Kohlehydrate, von denen einige, wie Glykogen, Maltose, das Wachsthum eine Zeit lang unterhalten, dann aber wegen des mangelnden Stickstoffs ungünstig wirken müssen. In allen Lösungen solcher Kohlehydrate verliert allmählich das Mycelium die Fähigkeit, durch Versetzung in reines Wasser zur Zoosporenbildung angeregt zu werden. Um so schneller geschieht dieses, je weniger günstig von vornherein das betreffende Kohlehydrat für die Ernährung des Pilzes ist. Die Kohlehydrate wirken daher bei längerer Kultur ähnlich wie die Eiweissstoffe, z. B. Pepton. Der Unterschied zwischen den beiden Stoffgruppen in ihren Wirkungen auf *Saprolegnia* zeigt sich deutlich in den Lösungen, deren Concentration an und für sich die Zoosporenbildung erlaubt. Einmal liegt dieses Concentrationsminimum, wie wir gesehen haben, sehr viel tiefer bei den Eiweissstoffen als bei den besten Kohle-

hydraten. Zweitens geht in den verdünnten Lösungen der Eiweissstoffe (z. B. 0,005 % und 0,01 % Hämoglobin) die Zoosporenbildung eine ganze Anzahl Tage ununterbrochen weiter, während bei den Kohlehydraten, z. B. 0,1 % Glykogen, 0,5 % Traubenzucker, 1—2 % Rohrzucker, die Sporangienbildung schon nach den ersten Tagen aufhört.

Die Zoosporenbildung kann nach den vorhergehenden Betrachtungen gehemmt werden, 1. durch zu gute Ernährung des Myceliums, 2. durch zu schlechte Ernährung desselben, sei es in Folge allmählich eintretenden Nahrungsmangels, sei es in Folge schwächender Einwirkungen von gewissen Stoffwechselproducten des Pilzes selbst. Doch auch bei gutem Ernährungszustand des Myceliums kann die Zoosporenbildung, die an und für sich stattfinden sollte, direct verhindert werden, wenn gewisse Substanzen durch ihre chemischen oder physikalischen Eigenschaften störend eingreifen. Zunächst kommen hier viele organische Stoffe in Betracht, die gar keinen oder geringen Nährwerth besitzen und schon bei grosser Verdünnung schädlich einwirken. Aus der früher angegebenen Tabelle (p. 531) ergiebt sich z. B., dass in 0,002 % Weinsäure, 0,005 % saurem oxalsaurem Ammon, 0,05 % stearinsaurem Natron, 0,1 % citronensaurem Natron noch etwas Wachsthum, aber nicht mehr Zoosporenbildung stattfinden kann. Dieser Process ist gegenüber solchen schädlich wirkenden Substanzen etwas empfindlicher als das Wachsthum. Solche mehr oder weniger giftig wirkenden Stoffe führen dann zu jenen über, die erst bei etwas höherer Concentration die Zoosporenbildung hemmen; bei ihnen kommt neben der chemischen Wirkung auch eine physikalische hinzu, nämlich der osmotische Druck, den ihre Lösungen ausüben. Besonders tritt dieser Einfluss bei der Anwendung anorganischer Salze hervor. Gleich ob diese Salze einen gewissen Nährwerth besitzen wie z. B. salpetersaures Ammon, phosphorsaures Kali, oder für die Ernährung gleichgültig sind, wie z. B. Chlornatrium, alle diese Salze hemmen die Zoosporenbildung ungefähr bei 0,5 %. Wohl können noch mehr oder weniger Sporangien angelegt werden, aber sie kommen nicht zur Reife. Der Process der Zoosporenbildung erscheint auffallend empfindlich gegenüber solchen Salzlösungen, namentlich wenn man das Verhalten der Conidienbildung mancher Pilze zum Vergleich heranzieht; bildet doch *Eurotium* z. B. Conidien noch auf Lösungen von 20 % Natronsalpeter, 10 % Chlornatrium normal aus. Dagegen erinnert *Saprolegnia* in dieser

Beziehung an *Vaucheria repens*, deren Zoosporenbildung schon durch 0,2% Kalisalpeter gehemmt wird. Bei den in der Tabelle VIII angeführten Versuchen wurde das Mycelium des Pilzes aus der Erbsenkultur in die reine Salzlösung versetzt. Die Resultate fielen nicht anders aus, als bei den Versuchen gleichzeitig Nährstoffe dem Pilz zur Verfügung gestellt wurden. In 50 ccm Salzlösung brachte ich eine trockene Erbse und sterilisirte das Ganze; dadurch war eine gewisse Menge guter Nährstoffe in der Lösung, aber doch nicht so viel, dass nicht nach einiger Zeit Zoosporenbildung hätte eintreten können. Die Versuche wurden angestellt mit 0,1, 0,5, 1, 1,5, 2, 3% Salpeter, Knop'scher Nährlösung mit und ohne Kalk. Zoosporenbildung erfolgte nur in den Lösungen von 0,1%; schon in 0,5% blieb das Mycelium steril. Es wuchs, wenn auch sehr langsam, in den 2% Lösungen, starb ab bei 3%. Als ich aber Mycelium aus 0,5% Salpeter in 3% Salpeter versetzte, wuchs das Mycelium darin fort, nahm aber eigenthümliche Formen an. Die Hyphen zeigten vielfach *Leptomitus*-artige Einschnürungen, an anderen Stellen abnorme Anschwellungen. Aehnliche Versuche stellte ich auch mit Rohrzucker an, dessen Lösungen erst bei einer Concentration von 5% die Zoosporenbildung hemmen. Die Grenze für das Wachsthum liegt etwas oberhalb 20%, da in einer solchen Lösung noch ein ganz schwaches Wachsthum mit höchst unregelmässigen Anschwellungen bemerkbar ist.

Die Resultate der Versuche über den Einfluss der Ernährung auf das Wachsthum und die Zoosporenbildung lassen sich in folgenden Sätzen zusammenfassen:

1. Ein Mycelium, dem beständig frische Nahrung, z. B. Eiweisskörper, Amidosäuren, Kohlehydrate gemischt mit salpetersaurem Ammon, etc. zur Verfügung steht, wächst ununterbrochen weiter und zeigt niemals von sich aus Zoosporenbildung.

2. Die Zoosporenbildung lässt sich jederzeit veranlassen, sobald gut ernährtes Mycelium einem plötzlichen Nahrungsmangel z. B. durch Ueberführung in reines Wasser ausgesetzt wird. In verdünnten guten Nährlösungen tritt der Process ein, sobald durch den Stoffwechsel des Myceliums die umgebende Flüssigkeit nahrungsarm geworden ist.

3. In stärker ernährenden Flüssigkeiten, in denen von vornherein sehr lebhaftes Wachsthum herrscht, erfolgt in der Regel

keine Zoosporenbildung, auch wenn schliesslich Nahrungsmangel in der Nährflüssigkeit bemerkbar ist.

4. Bei längerem Aufenthalt in guten Nährlösungen, in denen Stoffwechselproducte des Pilzes sich ansammeln, oder schon bei kürzerem Aufenthalt in Flüssigkeiten von beschränktem Nährwerth, z. B. bei Stickstoffarmuth, geräth das Mycelium in einen schlechten Ernährungszustand, in welchem es nicht mehr auf den Reiz des Nahrungsmangels mit Zoosporenbildung reagirt.

5. Giftig wirkende Substanzen bei starker Verdünnung, osmotisch wirksame Substanzen ohne oder mit gewissem Nährwerth, z. B. anorganische Salze, hemmen die Zoosporenbildung, während sie bei der gleichen Concentration noch Wachsthum gestatten.

Die in diesen Sätzen niedergelegten Beobachtungen genügen, um das Verhalten des Pilzes bezüglich seiner Zoosporenbildung in den verschiedenartigsten künstlichen Nährmedien verstehen zu lehren. Jetzt handelt es sich darum, auch sein Verhalten auf den natürlichen Substraten, den todten Insecten, zu erklären. Bringt man in ein Gefäss, in dem sich Zoosporen von *Saprolegnia mixta* befinden, eine todte Fliege hinein, so bewegen sie sich vermöge ihrer Chemotaxis (Pfeffer 84, p. 467) nach der Fliege hin und setzen sich an ihr fest. Die Keimschläuche dringen in das Thier hinein und verbreiten sich darin. Da aber organische lösliche Stoffe langsam aus dem Insect in die nächste Umgebung diffundiren, so wächst ein anderer Theil des Keimschlauches vom Körper nach aussen, verzweigt sich und umhüllt ihn mit zarter Fadenmasse. Sowie die Hyphenenden bei weiterem Wachsthum in Flüssigkeitszonen kommen, die arm an nährenden organischen Stoffen sind, müssen sie sich in Sporangien umwandeln. Von dem im Insectenkörper lebenden Mycelium werden neue Nährstoffe bis zu den äussersten Enden der Hyphen nachgeschoben; aber da diese immer wieder in nahrungsarmer Umgebung sich befinden, muss erneute Zoosporenbildung erfolgen. Daneben giebt es stets Hyphen, die nicht genügend erstarkt sind, noch nicht die nöthige Nahrungssubstanz in sich angesammelt haben, um auf den Reiz des Nahrungsmangels zu reagiren; sie wachsen noch eine Weile fort, um eventuell später zur Sporangienbildung überzugehen. So gehen Wachsthum und Zoosporenbildung ununterbrochen fort, bis die organische Substanz des Insectenkörpers beginnt erschöpft zu werden. Dann kommt der Moment, wo der Pilz, wie wir später sehen werden, zur Oogonienbildung schreitet.

Die Richtigkeit der Darlegung, nach der bei fortgehender Ernährung des Myceliums doch Nahrungsmangel in der Umgebung der wachsenden Hyphen die Zoosporenbildung auslöst, lässt sich auch durch einen einfachen Versuch beweisen. Wenn man eine Fliege, noch besser einen Mehlwurm, mit 20 ccm Wasser sterilisirt und dann etwas *Saprolegnia*-Mycelium hineinbringt, so wächst dieses direct weiter, erfasst dann den Thierkörper und erfüllt schliesslich das ganze Gefäss, ohne Zoosporen zu bilden, weil die Flüssigkeit von vornherein relativ viele lösliche organische Stoffe enthält, später die reichliche Ernährung aus dem Insect hinzukommt. Bei einer Fliege mit ca. 50 ccm Wasser kann die in der Flüssigkeit vorhandene Nahrungsmenge rasch verbraucht sein, so dass einzelne Hyphen Gelegenheit bekommen, Zoosporen zu bilden; bei einem viel nahrungsreicheren Mehlwurm ist es erst nach Wochen der Fall, und in der Regel zeigt sich überhaupt keine Zoosporenbildung gemäss dem vorhin angegebenen Satz 3. Will man eine den natürlichen Verhältnissen entsprechende Kultur des Pilzes auf todten Insecten erreichen, so muss das Wasser für sich sterilisirt werden und dann das Insect, das kurze Zeit in kochendes Wasser getaucht worden ist, zugefügt werden. Bei Zusatz von etwas *Saprolegnia*-Mycelium entwickeln sich in dem Wasser Zoosporen, die sich an das Insect festsetzen; es entsteht ein normaler Pilzrasen mit fortgehender Zoosporen-, später Oogonienbildung. Man kann auch auf künstlichem Substrate das Gleiche erreichen. Bei der Sterilisation von Agar-Agar mit Albuminlösung erhält man eine weisse Gallerte, auf der man *Saprolegnia*-Mycelium wachsen lässt. Nach Ausbreitung des Myceliums legt man ein Stück der Gallerte in ein Aquarium mit fliessendem Wasser, so dass die Bakterienentwickelung beschränkt ist. Die Hyphen wachsen allseitig von dem Albumin-Agar in das reine Wasser und bilden sofort Sporangien; da das Mycelium durch allmähliche Verdauung des Albumins für neue Nährstoffe sorgt, geht wochenlang die Zoosporenbildung fort. Bei einem solchen Versuche und stets in der freien Natur sammeln sich um den von *Saprolegnia* besetzten Insectenkörper Bakterien an, neben Flagellaten und Ciliaten. Sind die Bakterien in mässiger Menge vorhanden, so können sie anfangs die Zoosporenbildung befördern, indem sie die löslichen organischen Stoffe in der Umgebung des Thierkörpers zerstören. Bei sehr starker Bakterienentwickelung wird aber der Körper selbst angegriffen, der Nährboden für den Pilz daher bald untauglich

gemacht. Die Ansammlung von Stoffwechselproducten der Bakterien schwächt dann noch mehr das Mycelium, das unter solchen Umständen keine Sporangien zu bilden vermag.

Das charakteristische Verhalten von *Saprolegnia* auf todten Insecten oder Albumingallerte im Verein mit den früher besprochenen Beobachtungen erlaubt es noch, schärfer anzugeben, worin eigentlich der nächste Grund für die Zoosporenbildung liegt. Eine gut ernährte Hyphe wandelt sich an ihrem Ende in ein Sporangium um, wenn in unmittelbarster Nähe dieses im Wachsthum begriffenen Endes die Zahl der wesentlichen organischen Nahrungstheilchen rasch auf ein Minimum reducirt wird; je höher der Nährwerth der Substanz ist, um so tiefer liegt dieses Minimum. Die Verminderung des osmotischen Druckes kann dabei keine Rolle spielen. Denn die den Process veranlassende Herabsetzung der Concentration von 0,05 % Hämoglobin oder Gelatine auf 0,01 % kann bei solchen colloidalen Substanzen gar keinen Einfluss in dieser Hinsicht haben. Die Zoosporenbildung wird in solchen Fällen auch durch entschiedene Erhöhung des osmotischen Druckes nicht gehemmt, da z. B. ein Zusatz von 0,2 % Chlornatrium ohne Wirkung bleibt. Daher ist die Verminderung der chemischen Wirkung der specifischen Nährstoffe auf das Plasma des Hyphenendes die nächste Veranlassung zur Zoosporenbildung. Man könnte nun sagen, dass die wesentliche Folge der Nahrungsentziehung eine Beschränkung des Wachsthums sei, die selbst Zoosporenbildung nach sich ziehe, weil ein solches Hyphenende entweder nur das Eine oder das Andere leisten könne. Doch entspricht diese Auffassung nicht dem wahren Sachverhalt. Allerdings muss das Wachsthum beschränkt werden aus dem allgemeinen Grunde, dass jede Fortpflanzung dem vegetativen Wachsthum entgegengesetzt ist und aus dem besonderen Grunde, dass bei *Saprolegnia* beide Processe an der gleichen Stelle vor sich gehen. Aber nicht jede Wachsthumsbeschränkung zieht mit Nothwendigkeit Zoosporenbildung nach sich, weder eine solche, die durch höhere und niedere Temperatur oder durch Sauerstoffentziehung, noch eine solche, die durch schwach giftig oder wasserentziehend wirkende Substanzen bedingt ist. Noch wesentlicher ist, dass auch nicht jede Nahrungsentziehung, die unter allen Umständen das Wachsthum beschränkt, Zoosporenbildung auslöst. Denn wenn nach allmählicher Erschöpfung des Nährsubstrates, z. B. des Insectes, eine nicht mehr genügende Nahrungsmenge den Hyphen zugeführt wird, nimmt die Intensität des Wachs-

thums ab; auch der Durchmesser der Hyphen verringert sich, ohne dass deshalb Zoosporenbildung hervorgerufen würde. Wachsthum und Zoosporenbildung sind zwei Lebensprocesse, die von verschiedenen Bedingungen abhängig sind und nur das gemeinsam haben, dass beide ein Vorhandensein brauchbarer Nahrung im Zellinnern voraussetzen. Der specifische Reiz für die Zoosporenbildung besteht nach der obigen Darlegung darin, dass das Ende der Hyphe direct an der äusseren Oberfläche vom Nahrungsmangel betroffen wird. Die Folgen der Reizwirkung lassen sich leicht beobachten: das plötzliche Aufhören des Wachsthums, die Ansammlung von Plasma und Zellkernen, die Bildung der Zellwand, die inneren Vorgänge, die zur Ballung und Ausbildung der Zoosporen führen, schliesslich die Entleerung — eine ganze Kette nothwendig aufeinander folgender Processe. In welcher Weise der äussere Reiz die ersten Glieder dieser Kette in Bewegung setzt, ist hier wie in den meisten anderen Reizvorgängen völlig unbekannt.

B. Der Einfluss anderer äusserer Bedingungen, wie Feuchtigkeit, Temperatur etc. auf die Zoosporenbildung.

Die chemische Zusammensetzung des Nährmediums entscheidet bei *Saprolegnia*, ob und in welchem Grade die Zoosporenbildung erfolgt. Alle anderen äusseren Lebensbedingungen sind wohl mehr oder minder nothwendig und können je nach dem Grade ihrer Wirkungen den Process verzögern oder fördern; aber sie vermögen ihn nicht unter normalen Verhältnissen zu veranlassen. Es geschieht dies scheinbar nur in dem Falle, dass eine solche Lebensbedingung die Zoosporenbildung, welche wegen Nahrungsmangel stattfinden sollte, durch zu starken oder zu schwachen Einfluss zuerst hemmt und dann durch Erreichung eines normalen Wirkungsgrades plötzlich herbeiführt. Wir wollen der Reihe nach die wichtigsten Lebensbedingungen einzeln besprechen:

1. Feuchtigkeit.

Eine nothwendige Bedingung für das Zustandekommen der Zoosporenbildung ist flüssiges Wasser. *Saprolegnia* verhält sich in dieser Beziehung genau wie *Vaucheria repens* und andere Algen. Der Process der Zoosporenbildung steht andererseits in schärfstem

Gegensatz zu dem der Conidienbildung vieler Pilze, da diese in flüssigem Wasser nicht stattfinden kann. Auf Agar oder Gelatine mit Fleischextract oder Pepton, auf Fliegen, die auf Agar gelegt worden sind, wachsen die Pilzhyphen zum Theil in die Luft; niemals tritt an solchen Hyphen Sporangienbildung ein. Schon Pringsheim (74, p. 221) wies für *Saprolegnia* nach, dass die Lufthyphen nie fructificiren — eine Thatsache, die auch Raciborski (96, p. 109) für die Kultur auf Gelatine bestätigte. Das gleiche Ergebniss hatten alle Versuche, in denen gut ernährtes Mycelium in feuchter Luft gehalten wurde. Das flüssige Wasser muss direct die Spitzen der Hyphen umspülen. Denn wenn Mycelium in Peptonlösungen sehr kräftige Lufthyphen entwickelt hat und dann vorsichtig in reines Wasser versetzt wird, so dass die Lufthyphen ungestört bleiben, so bilden sich Sporangien nur an den von Wasser umgebenen Hyphen, obgleich auch die Lufthyphen den Nahrungsmangel spüren müssen.

Das Wasser muss den Hyphen für die Zoosporenbildung sehr leicht zugänglich sein; sie werden sonst in dem Bildungsprocess gehemmt. Schon aus den früher besprochenen Versuchen geht hervor, dass schwache Salzlösungen, z. B. von 0,5 % Salpeter 0,4 % Chlornatrium, hinreichen, die normale Ausbildung von Zoosporen zu hindern. Noch auffallender ist das Verhalten des Pilzes gegen gallertartige Körper. In einer Gallerte von 0,1 % Agar-Agar, die auch in der Kälte flüssig bleibt, bildet das Mycelium Zoosporen, wenn auch nicht in dem Grade, wie in reinem Wasser. Führt man aber Mycelium aus einer Erbsenkultur in eine Gallerte von 0,5 %, so erfolgt im Allgemeinen keine Zoosporenbildung. Allerdings können Sporangien entstehen; es können auch Zoosporen reif werden und mitunter austreten, wobei sie dicht an der Oeffnung des Sporangiums zur Ruhe kommen. Meistens beruht aber diese Bildung auf Ausscheidung von Wassertropfen.

Der Uebergang aus Luft in Wasser übt keinen nachweisbaren Reiz auf die Zoosporenbildung von *Saprolegnia* aus; sie unterscheidet sich darin wesentlich von *Vaucheria*. Taucht man Luftmycelium des Pilzes in Flüssigkeit, so hängt es wesentlich von dem Nährgehalt dieser ab, ob Zoosporenbildung erfolgt oder nicht. Wenn z. B. auf einer Peptonlösung von 0,5 % sich dichtes Luftmycelium gebildet hat und dieses dann untergetaucht wird, so findet keine Zoosporenbildung, sondern nur Wachsthum statt. Nur könnte man sagen, dass der Mediumwechsel nur dann als an-

lösender Reiz wirken werde, wenn der wachsthumsfördernde Einfluss des Nährgehaltes nicht zu stark sei. Doch erscheint auch diese Annahme unwahrscheinlich. Auf Agar-Agar mit 0,4 % Pepton hatte sich starkes Luftmycelium neben den die ganze Gallerte durchwuchernden Hyphen gebildet. Als ich nach 10 Tagen kräftigen Wachsthums der Hyphen eine der Gallerte entsprechende Menge reinen Wassers heraufgoss, trat dennoch keine Zoosporenbildung ein. Das aus der Gallerte in das Wasser diffundirende Pepton genügte, um schon innerhalb der ersten 24 Stunden an den untergetauchten Hyphen ausschliessliches Wachsthum hervorzurufen. Beim Uebergang eines solchen Luftmyceliums in reines Wasser erfolgt natürlich Zoosporenbildung, aber eben nur in Folge des Nahrungsmangels.

2. Der Sauerstoff.

Nachdem für *Vaucheria* u. a. die Ansicht widerlegt worden war, dass der Sauerstoff in specifischer Weise als Reiz für die Zoosporenbildung wirke, war auch für *Saprolegnia* das Gleiche zu erwarten. Anfangs glaubte ich allerdings einen besonders fördernden Einfluss des Sauerstoffs zu beobachten, da Mycelium, das auf Gelatine-Fleischextract herangewachsen war, in dem luftreichen, fliessenden Wasser meines Aquariums lange Zeit beständig lebhafte Zoosporenbildung aufwies. Eine solche Mycelmasse ist nun äusserst kräftig ernährt und enthält zwischen den dicht verflochtenen Hyphen noch eine Menge Nahrungssubstanz. Das frische sich erneuernde Wasser bewirkt, wie schon früher betont wurde (p. 547), dass die an der Peripherie ausstrahlenden Hyphen stets von reinem Wasser umgeben sind und deshalb zur Zoosporenbildung schreiten. Der Sauerstoff selbst spielt nur eine geringe Rolle dabei; das zeigen vor Allem jene Versuche, in denen lockeres, gut ausgewaschenes Mycelium einer Erbsenkultur in gekochtes Wasser, in ein luftdicht schliessendes Gefäss versetzt wurde. In den ersten Versuchen erfolgte trotzdem lebhafte Zoosporenbildung, und erst als ich sehr sorgfältig auskochte und den Luftzutritt von Aussen möglichst verhinderte, war eine Hemmung zu bemerken; es wurden noch Sporangien ausgebildet, aber in viel geringerer Menge als in sauerstoffhaltigem Wasser. Ferner waren die austretenden Zoosporen gleich zur Ruhe gekommen, und ein Theil der jungen Sporangien blieb als Anlage bestehen, die erst bei Zutritt von Luft normal sich entwickelte. Die relative Unabhängigkeit des Processes vom Sauerstoff, die auch

von Rothert (88, p. 340) hervorgehoben wurde, lässt sich ebenso durch Versuche mit verdünnter Luft nachweisen.

Ich stellte alle Versuche in der früher angegebenen Weise an (Klebs 96, p. 454); unter die Glocke des Luftpumpentellers brachte ich neben Manometer und Thermometer ein kleines Gefäss mit Wasser, in das ein wenig Mycelium aus einer Erbsenkultur hineingelegt wurde. Ich beobachtete, dass selbst noch bei einem Luftdruck von 6 mm Quecksilber lebhafte Zoosporenbildung nach 24 Stunden stattgefunden hatte. Dagegen blieb das Mycelium steril und zeigte nur etwas Wachsthum, als der Druck auf 2 mm herabgesetzt wurde. Da für den Versuch eine kaum wägbare Menge des Myceliums benutzt wurde, so musste die absolute Menge des Sauerstoffs für die Lebensbedürfnisse des Pilzes 24 Stunden lang ausreichen. Das Resultat wurde auch nicht geändert, als ich ein solches Mycelstückchen 3 Tage dem Druck von 2 mm aussetzte, wobei ich am zweiten Tage frische Luft zuführte und wieder auspumpte. Das Mycelium war durch den Aufenthalt bei so niederem Druck nicht im Mindesten geschädigt, da es bei normalem Luftdruck in der gewöhnlichen Zeit von 7 Stunden Zoosporen bildete. Der Process der Zoosporenbildung verlangt daher einen wenig höheren Partiärdruck des Sauerstoffs als das Wachsthum, ist aber wie dieses in weiten Grenzen unabhängig von ihm. Als specifisch auslösender Reiz kommt Sauerstoff unter den gewöhnlichen Verhältnissen der Versuche nicht in Betracht.

3. Temperatur.

Auch die Temperatur hat keine specifische Bedeutung für die Erregung der Zoosporenbildung; sie beeinflusst den Process als allgemeine Lebensbedingung nach der für alle anderen Pflanzen giltigen Regel. Die Zoosporenbildung von *Saprolegnia* geht noch bei einer Temperatur von 0—1° C. vor sich; die Versuche wurden so angestellt, dass Mycelium aus einer Erbsenkultur in Wasser übergeführt und in den Eiskasten gestellt wurde. Das Temperaturmaximum für das Leben der Pilze liegt bei 36—37° C., da gut ernährte Hyphen bei dieser Wärme nach 24 Stunden abstarben. Das Maximum für die Bildung beweglicher Zoosporen liegt bereits bei 32—33° C., während die Anlagen von Sporangien bis nahe zum Lebensmaximum auftreten. Bringt man ein solches Mycelium mit Anlagen in eine niedere Temperatur, so gehen die Anlagen zur

normalen Zoosporenbildung über. Innerhalb der Grenzen von 1—32° C. erfolgt die Zoosporenbildung nur auf Grund von Nahrungsmangel; Temperaturschwankungen vermögen nie für sich allein in nahrungsreichen Flüssigkeiten den Process herbeizuführen. Dagegen hängt die Zeit, die für den Bildungsprocess von Beginn des Versuches bis zum Austritt der Zoosporen nöthig ist, sehr wesentlich von der Temperatur ab. Bei 1—2° C. dauert es vom Uebergang aus der Nährlösung in Wasser bis zur Entleerung der ersten Zoosporen im besten Falle 48 Stunden; ferner ist die Zahl der gleichzeitig erzeugten Sporangien immer gering, während dafür viele Tage hindurch neue Sporangien beobachtet werden. Bei 6—8° C. genügen 24 Stunden, um die ersten Zoosporen hervorzurufen, bei 18—20° C. 7—8 Stunden. Das Optimum liegt etwa bei 24—28° C., bei welcher Temperatur nach 5—6 Stunden die Mehrzahl der kräftigen Hyphen reife Sporangien gebildet hat.

4. Licht.

Das Licht übt keinen nachweisbaren Einfluss auf Wachsthum oder Zoosporenbildung aus; es ist gleichgültig, ob die Versuche im Dunkeln oder diffusem Tageslicht ausgeführt werden. Selbst eine mehrstündige Beleuchtung durch die directe Sonne ertragen die zarten Hyphen, wenn nur die Temperatur nicht das Maximum übersteigt. Ich lasse es unentschieden, ob unter solchen Umständen die Intensität des Wachsthums irgendwie beeinflusst wird.

II. Die Fortpflanzung durch Oosporen.

Durch die Untersuchungen von Pringsheim (58), Cornu (72), de Bary (81) u. A. ist die Fortpflanzung der *Saprolegnia* mit Hülfe von Oosporen genauer bekannt geworden. Die Oosporen entstehen in den meist kugligen Oogonien (Fig. 1 *A*, p. 515), die sich gewöhnlich an der Spitze der Hyphen, bisweilen auch intercalar bilden. An die Oogonien legen sich Antheridien an, die bei *Saprolegnia mixta* nach de Bary theils dem oogonientragenden Zweige, theils andern Hyphen entstammen. Auf die feineren Vorgänge der Bildung der Oosporen etc. brauche ich nicht näher einzugehen; ich verweise auf die ausführlichen Schilderungen de Bary's. Bei *Sapr. mixta* hat nach dem gleichen Forscher die eine Hälfte der Oogonien

Antheridien; die andere ist frei davon und bildet sicher nur Parthenosporen aus. Bei den antheridientragenden Oogonien soll nach Trow (95) eine wirkliche Befruchtung vor sich gehen.

Ueber die Bedingungen der Oosporenbildung finden sich in der Literatur nur wenige Angaben. De Bary (81, p. 98) weist gegenüber Pringsheim nach, dass ein gut ausgebildeter Rasen von *Saprolegnia* sowohl ungeschlechtliche wie geschlechtliche Fortpflanzung zeigt. Dagegen kommt es nicht selten vor, dass bei ungünstiger Ernährung, bei zu hoher Temperatur, bei übermässiger Entwickelung von Bakterien, Infusorien die Oosporenbildung vollständig unterdrückt wird. Maurizio (96, p. 83), der in neuerer Zeit viele Saprolegnieen kultivirt hat, kam zu dem Resultat, dass das Auftreten der Oogonien und Oosporen nicht durch Nahrungsmangel bedingt ist, sondern die Reife des Pilzes bezeichnet. Mit diesem Ausdruck ist nicht viel gesagt, weil Maurizio nicht näher erklärt, was er darunter versteht. Sollte in diesem Ausdruck die Behauptung stecken, dass der Pilz bei Erreichung eines gewissen Alters die Oosporenbildung als letztes nothwendiges Glied seiner Entwickelung aufweist, so muss diese Ansicht auf Grund meiner Versuche als unrichtig bezeichnet werden. Die Oosporenbildung erscheint wie die Zoosporenbildung nur unter dem Einfluss bestimmter äusserer Bedingungen; sie tritt nie von selbst in Kulturen auf, in denen ganz frische Nahrung dem Pilze zur Verfügung steht. Auf Gelatine-Fleischextract, auf dem das Mycelium in der denkbar lebhaftesten Weise wächst, tritt niemals Oosporenbildung auf. man kann monatelang den Pilz durch Uebertragung von einer Gelatinekultur auf eine nächste in beständigem Wachsthum ohne Fortpflanzung erhalten. Das gleiche Resultat ergeben die früher (p. 517) besprochenen Erbsenkulturen, die von Anfang December 1897 bis Juni 1899 fortgesetzt wurden und in denen immer nur steriles Mycelium zur Weiterimpfung benutzt wurde. Die Frage, ob bei solchen Kulturen nach vielen Jahren eine Schwächung der Vegetationskraft eintritt oder nicht, kann natürlich theoretisch nicht entschieden werden; es ist bei den Thallophyten kein sicherer Fall bekannt, wo die Verhinderung der geschlechtlichen oder einer ihr homologen Fortpflanzung bei sonst sehr günstigen Bedingungen ein Absterben des Organismus bewirkt, wie es nach Maupas (88) bei Infusorien in Folge fortgesetzter Theilung erfolgen soll.

Jedes kräftig ernährte Mycelium von *Saprolegnia* lässt sich jederzeit mit Sicherheit zur Bildung der Oogonien und Oosporen

veranlassen. Wenn man z. B. Mycelium von einer Fleischextract-Gelatine, das eine dicht verflochtene Masse darstellt, nach starkem Auswaschen in reines Wasser bringt, so erfolgt zuerst Zoosporenbildung, später Oosporenbildung. Die gleiche Aufeinanderfolge kann man bei Mycelien aus Erbsenkulturen in reinem Wasser beobachten. Aber diese Art der Versuchsanstellung ist doch nicht sehr praktisch und zuverlässig, weil die vorhergehende Zoosporenbildung den grösseren Theil der im Mycelium aufgespeicherten Nährstoffe verbraucht, so dass nur ein kleiner Rest für den zweiten Process zur Verfügung steht. Es kann bei günstiger Temperatur vorkommen, dass das Mycelium durch die Zoosporenbildung völlig entleert wird. Mit Hülfe niederer Temperatur kann man die Intensität der Zoosporenbildung herabsetzen und dem Mycelium mehr Gelegenheit geben, die Oogonien zu entwickeln. Aber für alle Fälle erschien es wünschenswerth, die Zoosporenbildung möglichst auszuschliessen, damit die Bedingungen der Oosporenbildung klarer hervortreten.

In der ersten Zeit meiner Untersuchung benutzte ich die Eigenschaft der Agar-Gallerte, die Zoosporenbildung zu beschränken, während die Oosporenbildung in ihr ungehindert bleibt. Ich nahm von der festen Mycelmasse, die nach 2—3 Tagen auf Fleischextract-Gelatine entstanden und dann gründlich durch häufigen Wechsel des Wassers ausgewaschen war, ein Stück von etwa 1 qcm Fläche und tauchte dieses in die noch flüssige warme Agarlösung von 1% unter. Das Mycelium treibt in die Gallerte nach allen Seiten Hyphen, die hier und dort Sporangienanlagen bilden, nach wenigen Tagen aber zur Oogonienbildung schreiten. Bei einer Temperatur von 16—20° erscheinen die ersten Oogonien am 3. Tage, Oosporen am 4. Tage. Kleine Schwankungen in der Zeit des Entstehens lassen sich beobachten; wenn zufällig das Auswaschen nicht sorgfältig gewesen war, so dass die Mycelmasse noch Nährstoffe zwischen den Hyphen oder in den Hyphenmembranen imbibirt enthielt, so dauerte es ein paar Tage länger, bis die Oogonien erschienen.

Solche Agar-Kulturen waren sehr geeignet, den Einfluss der Temperatur auf die Oosporenbildung festzustellen. Bei niederer Temperatur ist kein merklicher Unterschied zwischen diesem Process und der Zoosporenbildung nachweisbar, da der erstere auch bei 1—2° vor sich geht. Die ersten Oogonien erscheinen nach 5 Tagen; bis zur Ausbildung von Oosporen dauert es 8—9 Tage.

Bei 6—7° C. zeigen sich junge Oogonien schon nach 3—4 Tagen, die ersten Oosporen nach 5—6 Tagen. Dagegen unterscheidet sich die Oosporenbildung auffallend von der Zoosporenbildung in ihrem Verhalten höherer Temperatur gegenüber, insofern das Maximum bei 26—27° C. (für die Zoosporenbildung bei 33—34° C) liegt. Bereits bei 23—24° C. bemerkt man eine deutliche Hemmung der Oosporenbildung, an Stelle deren eine lebhafte Gemmenbildung erscheint. Selbst wenn man eine Agar-Kultur 2 Tage bei 16—20° C. gehalten hat, so dass die ersten Vorbereitungen für die Oosporenbildung Platz greifen, so entstehen bei 23—24° C. nur wenige Oogonien, die bei 26° C. nicht mehr zur Reife gelangen. Lässt man dagegen eine Agar-Kultur 1—2 Tage bei 30° C. stehen und versetzt sie dann in eine Temperatur von 16—20° C., so kann normaler Weise die Oosporenbildung vor sich gehen. Ein längerer Aufenthalt bei 30° macht das unmöglich, weil dann die vorhandene Nahrungsmenge zur Gemmenbildung aufgebraucht worden ist. Diese Thatsachen erklären die Beobachtung de Bary's (81, p. 98), dass in heissen Sommern die Oosporenbildung häufig unterbleibt und dass es dann unter Umständen gelingt, den Process zu veranlassen, wenn man die Kultur in einen kühlen Keller stellt. Am schnellsten entwickeln sich Oogonien und Oosporen bei 18—21° C.

Die Agar-Kulturen kann man auch benutzen, um nachzuweisen, dass die Oosporenbildung niemals in feuchter Luft stattfindet. Man kann das Mycelstück statt in die Gallerte auf diese herauflegen; die Hyphen wachsen dann in die Luft, ohne jemals zu fructificiren.

Die Methode, im Agar-Agar Oosporenbildung herbeizuführen, so brauchbar sie in manchen Beziehungen ist, hat aber doch gewisse Nachtheile. Man kann nicht verhindern, dass stets ein Theil der Hyphen zur Gemmenbildung übergeht, dass auch bei der häufigen Bildung des Condensationswassers bisweilen Zoosporenbildung erfolgt. Ferner geben die Versuche noch keinen genügenden Aufschluss über die Bedingungen des Processes. Allerdings lehren sie unzweifelhaft, dass ein gut ernährtes Mycelium jederzeit zur Oosporenbildung zu bringen ist, wenn es in eine nahrungsarme Umgebung versetzt wird, und die Zoosporenbildung gehindert ist. Aber eine nähere Einsicht in die Veränderung der Ernährungsverhältnisse, die als directe Anlässe wirken, liess sich wohl eher bei Anwendung von Lösungen erwarten, deren chemische Zusammensetzung bekannt ist.

Wenn Mycelium in die Lösung einer nicht schädlichen organischen Substanz gebracht wird, so hängt es, wie wir wissen, von ihrer Qualität und Quantität ab, ob eine lebhafte Zoosporenbildung oder ein starkes Wachsthum vor sich geht. Bei hohem Nährwerth der Substanz herrscht ausschliesslich Wachsthum, auch wenn sie in relativ geringer Concentration angewandt wird. In allen solchen Lösungen kommt es auch bei längerer Dauer des Versuches nie mehr zu einer erheblichen Zoosporenbildung; dagegen erscheinen nach kürzerer oder längerer Zeit die Oogonien. Am vortheilhaftesten sind in dieser Beziehung einzelne Eiweissstoffe wie z. B. das Hämoglobin, ferner Amidosäuren, vor allem das Leucin, wenn auch die Zahl der Oogonien in der letzteren Lösung geringer ist als in der Hämoglobinlösung. Für die Versuche wurde etwas Mycelium aus einer Erbsenkultur direct in die Lösung gebracht. Die Zeit, in der von der Aussaat ab die Oogonienbildung eintritt, hängt von der Concentration der Nährlösung ab, sowie von dem Ernährungszustand, in dem die Pilzhyphen sich befinden. Aus der gleichen Erbsenkultur wurde Mycelium in Leucin und Hämoglobinlösungen vertheilt; es zeigten sich:

in	0,1	%	Leucin	junge	Oogonien	nach	5	Tagen
„	0,5	„	„	„	„	„	5	„
„	1	„	„	„	„	„	7	„
„	2	„	„	„	„	„	9	„
„	0,05	„	Hämoglobin	„	„	„	3	„
„	0,1	„	„	„	„	„	5	„

Um den Einfluss des Ernährungszustandes des Myceliums zu erfahren, benutzte ich Hämoglobinlösung von 0,05%. Ich nahm Mycelstücke aus verschieden alten Erbsenkulturen; es zeigten sich bei Mycelien:

5	Tage	alt	junge	Oogonien	in	2	Tagen
4	„	„	„	„	„	3	„
3	„	„	„	„	„	3	„
2	„	„	„	„	„	4	„

Die Oosporen wurden meist in den folgenden 24 Stunden ausgebildet. In ganz frischer Nährlösung wachsendes Mycelium braucht demnach längere Zeit bis zur Entwickelung der Oogonien und Oosporen als solches, das bereits mehrere Tage in der gleichen Nährlösung verweilt hat. In diesem Falle hat das Mycelium bereits gewisse Veränderungen erlitten, die eine Vorbereitung des Processes

bedeuten. In der That können in der Erbsenkultur später Oosporen auftreten.

Sehr günstig für die Entwickelung der Geschlechtsorgane erweisen sich auch einige an und für sich unlösliche Eiweissstoffe, namentlich Fibrin und Syntonin, die, mit Wasser sterilisirt und mit Mycelium versehen, in wenigen Tagen dieses veranlassen, Oogonien zu erzeugen. Aus dem früher Mitgetheilten (p. 521) folgt, dass in solchen Flüssigkeiten anfangs Zoosporenbildung herrscht, die aber den andern Process nicht hindert, weil sie wegen der zunehmenden Verarbeitung der Eiweissstoffe sehr rasch abnimmt. Aber merkwürdigerweise wirkt eine noch steigende Intensität der Verdauung der Oosporenbildung entgegen; man bemerkt in den Fibrinkulturen einen Stillstand des Processes und schliesslich nur wieder Wachsthum. Aehnliche Erfahrungen macht man an den Erbsenkulturen. Will man relativ grosse Mengen von Oosporen haben, so benutzt man 50 ccm Wasser mit einer Erbse. Bei den meisten Kulturen nahm ich auf 50 ccm 5 Erbsen, weil es mir auf steriles Mycelium ankam. Sehr häufig zeigten sich dann viele Oogonien nach 6—7 Tagen, wenn das Mycelium die in dem Wasser gelösten Substanzen allmählich aufgebraucht hatte. Sowie aber die Hyphen die auf dem Boden liegenden Erbsen erfassten und durchwucherten, nahm das Wachsthum wieder stark zu und hemmte die Oosporenbildung. Geschah diese Verarbeitung der Erbsen gleich von vornherein, so blieb das üppig entwickelte Mycelium sehr lange steril. Aehnliche Beobachtungen liessen sich auch bei Kulturen mit Eiweissstoffen wie Caseïn, Alkalialbuminat, Globulin, Pflanzenfibrin etc. machen. Solche Kulturen blieben manchmal überhaupt steril.

Die Hemmung der Oosporenbildung muss auf zwei verschiedene Wirkungen der Nährlösung zurückgeführt werden, je nachdem sie frisch und unverändert, oder durch den Pilz in bestimmter Weise verändert ist. Frische Nährlösung hemmt den Process, weil sie das Wachsthum zu sehr fördert; aber sie wirkt auch direct giftig ein auf die jungen Oogonien, ähnlich wie auf die jungen Sporangien. Allerdings hängt diese Wirkung ab von dem Entwickelungsstadium des Organs. Bringt man Mycelium mit eben beginnender Oogonienbildung in eine Peptonlösung von 0.1%, so bleiben die Oogonien, die bereits behäutete Oosporen gebildet haben, unverändert; die ganz jungen Oogonien, die vom Tragfaden noch nicht oder eben erst abgegliedert sind, werden ganz durch-

sichtig und wachsen wieder vegetativ aus. Diejenigen Anlagen, die kurz vor oder in der Bildung der Eizellen stehen, gehen zu Grunde; sie haben die Wachsthumsfähigkeit verloren und werden durch die Nährlösung getödtet. Der Tragfaden wächst dann seitlich neben den Oogonien aus.

Die Hemmung der Oosporenbildung durch eine vom Pilz selbst veränderte Nährlösung entspricht dem gleichen Verhalten der Sporangienbildung (p. 542). In jenen Substraten, in denen das stärkste Wachsthum in Folge der überreichen Nahrung stattfindet, bleibt das Mycelium steril und stirbt schliesslich ab. Man muss schon zu sehr verdünnten Lösungen greifen, um überhaupt Oosporen zu erhalten. Noch in 0,1% Pepton, Gelatine, Fleischextract herrscht völlige Sterilität. Erst in 0,05% Pepton bemerkte ich nach 9 Tagen, in 0,05% Gelatine nach 11 Tagen Oosporen, aber auch nur sehr vereinzelt. Der Hauptgrund für diese Hemmung liegt in der Entstehung von Stoffwechselproducten, die bei einer grossen Ansammlung den Process der Oosporen- wie der Zoosporenbildung hemmen. Solche schädlichen Stoffe können auch durch Bakterien in unreinen Kulturen erzeugt werden, wodurch die geschlechtliche Sterilität oder das Zugrundegehen von Oogonienanlagen in solchen Kulturen sich erklärt. Ausserdem zerstören die Bakterien Nahrungsstoffe und vermindern die gesammte Ernährung des Pilzes.

Denn in noch höherem Grade als die Zoosporenbildung verlangt die Oosporenbildung ein vorher kräftig ernährtes Mycelium. In allen schlecht ernährenden Lösungen z. B. des Harnstoffs und verwandter Körper, der organischen Säuren etc. beobachtet man in der Regel keine Oosporenbildung, während sie reichlich in der Lösung des sauren äpfelsauren Ammons auftritt. Am deutlichsten zeigt sich die Abhängigkeit vom Nährwerth bei dem Vergleich der verschiedenen Amidosäuren, mit denen specielle Versuche in dieser Richtung angestellt wurden, indem Mycelium aus einer Erbsenkultur direct in die Lösung dieser Substanzen versetzt wurde. In Leucinlösungen (0,1%, 0,5% etc.) entstehen, wie vorhin erwähnt wurde, die Oogonien regelmässig; ihre Anzahl ist nicht sehr gross, sie zeichnen sich aber durch Oosporenreichthum aus (16—32). In den Lösungen (0,1%) der Glutaminsäure (nach Neutralisation mit Soda) findet sich noch häufig eine kleine Anzahl Oogonien mit wenigen Oosporen (2—16); in solchen der Asparaginsäure, des Asparagins treten sporenarme Oogonien vereinzelt auf oder fehlen

ganz, wie es die Regel ist in den Lösungen von Alanin und Glykokoll (0,1 %, 0,5 %).

Da diese kümmerliche Oosporenbildung in Lösungen, die doch anfangs lebhaftes Wachsthum gestatten, auffallend war, erhob sich die Frage, ob sie nicht deshalb so wenig günstig wirkten, weil sie zu arm an anorganischen Salzen waren. Ich fügte den Lösungen der verschiedenen Amidosäuren 0,05 oder 0,1 % der Knop'schen Nährlösung, theils mit, theils ohne Kalk zu. Der Kalkzusatz erwies sich als ganz gleichgültig; der Pilz bedarf dieses Elementes höchst wahrscheinlich ebenso wenig wie andere Vertreter der gleichen Klasse (vergl. Benecke 95, p. 525). Der Zusatz von anderen Salzen, wie phosphorsaures Kali, salpetersaures Kali, schwefelsaure Magnesia, erwies sich als sehr förderlich für die Oogonienbildung, so dass bei vergleichenden Versuchen von Leucin-, Glutaminsäure-, Asparagin- und Alanin-Lösungen mit und ohne Zusatz der Nährlösung die Unterschiede sehr auffallend waren. In den salzhaltigen Leucin- und Glutaminsäure-Lösungen traten die Oogonien in sehr viel grösserer Anzahl auf als in den salzfreien, und bei Alanin und Asparagin zeigten sie sich überhaupt nur in den salzhaltigen. Jetzt fragte es sich weiter, ob die verschiedenen Bestandtheile der Salzlösung die gleiche Bedeutung für die Oogonienbildung besitzen. Deshalb wurden den Leucinlösungen von 0,1 % die einzelnen Salze zugesetzt, aber nicht bloss die oben genannten, sondern sehr verschiedene anorganische Verbindungen, weil im Verlauf der Untersuchung sich noch eine andere Frage einstellte, nämlich die nach den Bedingungen der Antheridienbildung. In einer reinen Leucinlösung besitzen die grossen oosporenreichen Oogonien niemals Antheridien; in der salzhaltigen beobachtete man an vielen Oogonien diese Organe. Welche von den anorganischen Salzen sind für das Auftreten der Antheridien entscheidend? Bei allen Versuchen wurde Mycelium, das in Erbsenkulturen herangewachsen war, benutzt; es wurde ca. 1 Stunde in sterilisirtem Wasser ausgewaschen und dann in die sterilisirten Lösungen gebracht. Stets wurden 20 ccm einer Leucinlösung von 0,1 % mit den zu prüfenden Salzen versetzt: folgende Verbindungen oder auch Salzgemische wurden in den daneben angegebenen Concentrationen verwendet:

Trikaliumphosphat 0.05, 0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5, 0.6 %,
Dikaliumphosphat 0.05, 0.1, 0.2 %,
Monokaliumphosphat 0.05, 0.1 %,
Dinatriumphosphat 0.05, 0.1 %,

Mononatriumphosphat 0.05, 0.1 %,
Diammoniumphosphat 0.05, 0.1 %,
phosphorsaures Eisenoxyd 0.05, 0,1 %,
Monocalciumphosphat 0.05, 0.1 %,
phosphorsaures Eisenoxyd (0.1 %) mit Bromkalium (0.1 %),
Dinatriumphosphat (0.1 %) mit Chlorkalium (0.1 %),
Monocalciumphosphat (0.1 %) mit Kalinitrat (0.1 %),
Diammoniumphosphat (0.1 %) mit schwefelsaurem Kali (0.1 %),
salpetersaures Kali 0.05, 0.1 %,
salpetersaures Ammon 0.05, 0.1 %,
salpetersaure Magnesia 0.05, 0.1 %,
schwefelsaures Kali 0.1 %,
schwefelsaure Magnesia 0.05, 0.1 %,
schwefelsaurer Kalk 0.05, 0.1 %,
chlorsaures Kali 0.1 %,
Chlornatrium 0.1 %.

Die Resultate der Versuche waren so eindeutig wie möglich. Denn nur in den Leucinlösungen mit Kaliphosphaten erfolgte lebhafte Bildung von Oogonien, von denen ein grosser Theil mit Antheridien versehen war, so dass bisweilen 50 % der Oogonien die männlichen Organe trugen. In 12 Versuchen mit Trikaliumphosphat zeigte sich dieses Resultat ausnahmslos in 4—5 Tagen, wenn auch die Zahl der antheridientragenden Oogonien bald geringer, bald grösser war. Am geeignetsten ist die Concentration von 0,1—0,3 %; bei 0,05 % ist die Bildung der Geschlechtsorgane schwächer, von 0,4 % ab werden viele Oogonienanlagen zu Gemmen, die bei 0,6 % ausschliesslich vorhanden sind. Das Monokaliumphosphat wirkt in ähnlichem Grade wie das Trikaliumphosphat; dagegen ist das Dikaliumphosphat entschieden weniger günstig, weil die Oogonien später, oft erst am 6. oder 7. Tage, auftreten, in geringerer Zahl sich zeigen und grösstentheils antheridienfrei sind. In den Versuchen mit allen anderen Salzen herrschte der Regel nach ausschliessliches Wachsthum bis zur Erschöpfung des Nährmaterials vor, bis das Mycelium durch Stoffwechselproducte des Pilzes oder der hier nicht ganz ausgeschlossenen Bakterien zu Grunde ging. Hier und da, z. B. in den Lösungen von Eisenphosphat, schwefelsaurer Magnesia etc., traten auch einzelne Oogonien auf, aber dann ohne Antheridien. Besonders auffallend ist die Thatsache, dass die Natronphosphate ohne oder selbst bei Gegenwart von Kalisalzen keine Wirkung auf die Erzeugung der Geschlechtsorgane ausüben.

Bei Leucinlösungen bewirkt nach den angeführten Versuchen ein Zusatz von Kaliphosphat nicht bloss eine wesentliche Vermehrung der Oogonien, sondern auch die Entstehung von Antheridien, die in reiner Leucinlösung fehlen. Da es sich hier um die wichtige Frage nach den Bedingungen der Antheridienbildung handelte, so galt es der Frage noch weiter nachzugehen und namentlich solche Bedingungen zu finden, bei denen eine sehr lebhafte Oogonienbildung ohne Antheridien möglich ist. Zunächst wurde saures äpfelsaures Ammon geprüft, das, wie wir wissen, sehr günstig auf das Wachsthum wirkt. In reinen Lösungen von 0,05 % oder 0,1 % beobachtet man stets antheridienfreie Oogonien, aber doch nur in beschränkter Anzahl. Ein Zusatz von 0,1 % Kaliphosphaten (Tri-Di-Mono-) oder Natronphosphaten (Di-Mono-) befördert ungemein die Bildung der Oogonien, so dass bereits nach 50—60 Stunden solche in grosser Menge angelegt werden. Stets werden dabei auch Antheridien gebildet, aber nur bei einer relativ kleinen Anzahl von Oogonien. Die Kali- und Natronphosphate wirken durchschnittlich in ähnlicher Weise, wenn auch hier Dinatriumphosphat vortheilhafter zu sein scheint als Trikaliumphosphat. Abgesehen von diesen kleineren Unterschieden haben die Versuche mit saurem äpfelsaurem Ammon die gleichen Resultate wie diejenigen mit Leucin geliefert; die Antheridienbildung war abhängig von der Intensität der Oogonienbildung. Erst die Versuche mit Hämoglobin wiesen darauf hin, dass ein solcher Zusammenhang nicht nothwendig existiren muss. Die Hämoglobinlösungen von 0,05 %, die meist zur Anwendung kamen, wurden ebenso wenig sterilisirt wie in den früheren Versuchen (p. 520), da diese Substanz bereits bei 60—80° C. zersetzt wird und sie andrerseits durch die Eigenschaft ausgezeichnet ist, durch Fäulnissbakterien sehr schwer angegriffen zu werden (Hoppe-Seyler 77, p. 125). Ein vorher gut ernährtes Mycelium bildet in 2—3 Tagen in reiner Hämoglobinlösung (das Präparat stammte von Dr. Grübler) eine Unmenge Oogonien, darunter solche von auffallender Grösse mit 40—50 Oosporen ohne eine Spur von Antheridien; höchstens fanden sich solche unter vielen hunderten an ganz vereinzelten Oogonien vor. Die *Saprolegnia mixta* in einer solchen Hämoglobinlösung entspricht vollkommen der Beschreibung, die de Bary von *Saprolegnia Thureti* macht. Man kann nun den ursprünglichen Typus von *mixta* leicht hervorrufen, wenn man Phosphate dem Hämoglobin zusetzt. Die verschiedenen Salze, die bereits mit Leucin-

lösungen geprüft wurden, wandte ich auch in Verbindung mit Hämoglobin an. Die einzigen Salze, die Antheridienbildung veranlassen, sind die Phosphate von Kali, Natron, Kalk (in 0,1 %). Gegenüber Leucin ist aber auffallend, dass nicht das Kaliphosphat, sondern Dinatriumphosphat die günstigste Wirkung ausübt. Die Zahl der antheridientragenden Oogonien ist auch bei Natronphosphat nie sehr gross; ich schätzte 10—20 % der überhaupt gebildeten Oogonien, so dass sie geringer als bei Leucin mit Trikaliumphosphat war. Ich erreichte erst die für die Species höchste Zahl der antheridientragenden Oogonien (ca. 50 %), als ich Methämoglobin (0,05 %) mit Dinatriumphosphat anwandte. Methämoglobin ist eine Verbindung des Hämoglobins mit Sauerstoff, ähnlich wie das Oxyhämoglobin, nur dass der Sauerstoff im ersteren Falle viel fester gebunden zu sein scheint als im letzteren (Hüfner und Otto 82, p. 70). Für die eigentlichen Versuche ist das Methämoglobin nicht so geeignet, weil die jungen Oogonien viel leichter kränkeln als in Lösungen des Hämoglobins.

Das wesentliche Ergebniss der eben besprochenen Untersuchungen liegt in der Thatsache, dass die Antheridienbildung bei *Saprolegnia mixta* je nach den Ernährungsbedingungen bald vollständig verhindert, bald zu einer relativ lebhaften Entwickelung gebracht werden kann. Im letzteren Falle konnte auch die Entstehung der Befruchtungsschläuche festgestellt werden. Aber es gelang bisher nicht, die Antheridienbildung so zu steigern, dass ähnlich wie bei der nahverwandten *Sapr. monoica* so gut wie jedes Oogonium mit Antheridien versehen ist. Vielleicht stossen wir hier an eine Grenze, die durch den Species-Charakter gegeben ist. Nach de Bary's mehrjährigen Beobachtungen an *Sapr. mixta* sind etwa 50 % der angelegten Oogonien mit Antheridien besetzt. Auf dem natürlichen Substrat, z. B. todten Fliegen, war die Zahl der Oogonien mit Antheridien bei der von mir untersuchten Form durchschnittlich geringer; bei Zählungen ergaben sich nur 10—20 %. Indessen lassen sich irgendwie genaue Zahlen nicht erhalten, weil so viele junge Oogonien sich finden, von denen man nicht weiss, ob sie Antheridien bilden oder nicht. Ferner nimmt die Zahl der parthenogenetisch sich entwickelnden Oogonien mit dem Alter der Kultur beträchtlich zu. Auch in den Leucin- oder Hämoglobinlösungen von 0,1 % oder 0,05 %, die doch nur eine beschränkte Nährstoffmenge repräsentiren, ist die Antheridienbildung bei Zusatz von Phosphaten nur in den ersten Tagen

deutlich und nimmt dann stark ab. Bei genügender Menge von Phosphaten entstehen keine Antheridien, sobald die organische Nahrung dem Mycelium zu mangeln beginnt. Schon de Bary (81, p. 76) beobachtete bei *Sapr. asterophora*, dass die Oogonien ohne Antheridien sich zeigten, wenn der auf dem Insect kultivirte Rasen alt d. h. schlecht ernährt war. In den Lösungen von beschränktem Nährwerth, vor allem bei Stickstoffmangel, wie in den Lösungen von Maltose, Glykogen etc. bilden sich nun relativ wenige dabei sporenarme Oogonien aus, denen ausnahmslos die Antheridien fehlen. Aus einem solchen Mangel an organischen Nährsubstanzen erklärt sich auch die von Trow (99, p. 147) gemachte Beobachtung, dass die Antheridien bei *Achlya americana* künstlich unterdrückt wurden, sobald die Myceltheile, welche junge Oogonien trugen, abgeschnitten und in eine feuchte Kammer gebracht wurden. Durch die Verletzung ist sehr wahrscheinlich ein Rückstrom organischer Substanzen aus dem jungen Oogonium nach den verletzten Hyphentheilen veranlasst worden; in jedem Falle konnte ihm neue Nahrung nicht zugeführt werden, so dass die weitere Ausbildung bei relativ schlechter Ernährung erfolgen musste.

Die Antheridienbildung kann demnach durch Mangel an organischer Nährsubstanz sowie bei Gegenwart von solcher durch einen Mangel anorganischer Salze speciell von Phosphaten unterdrückt werden. In beiden Fällen ist die Bildung der Oogonien ebenfalls beschränkt, während die Entwickelung von Antheridien bei Kulturen auf Fliegen oder in Lösungen von Leucin und Kaliphosphat mit einer sehr lebhaften Oogonienbildung zusammenfällt. Dieser Zusammenhang erklärt sich, wenn man der Vermuthung de Bary's (81, p. 86) zustimmt, dass die Oogonien selbst die Bildung der Antheridien veranlassen, indem sie benachbarte Hyphen durch irgend einen chemischen Reiz beeinflussen. Diese Vermuthung hat seit der Entdeckung der chemischen Reizwirkungen bei verschiedensten Pflanzen durch Pfeffer sehr an Wahrscheinlichkeit gewonnen. Wenn man annimmt, dass die jungen Oogonien einen bestimmten Stoff ausscheiden, der benachbarte Hyphen zur Antheridienbildung zwingt, so könnte das Fehlen der männlichen Organe auf der mangelnden Ausscheidung dieses Stoffes von Seiten der Oogonien beruhen. Reichliche organische Nahrung und eine genügende Menge von Phosphaten führen erst die Oogoniumanlage in jenen Zustand über, in dem sie fähig wird, die für die Antheridienbildung nothwendige Substanz auszuscheiden. Doch darf man nicht das Verhältniss der

beiden Organe zu einfach auffassen; die Erfahrungen mit dem Hämoglobin weisen auf verwickeltere Beziehungen hin. Der Blutfarbstoff muss eine ganz besondere Bedeutung für die Oogonienbildung besitzen, er muss, ins Innere des Myceliums aufgenommen, ohne schwierigere Umsetzungen Substanzen liefern, die für den Process besonders geeignet sind. In der Lösung keiner andern Substanz findet die Oogonienbildung so schnell statt; dabei ist die Anzahl der entstehenden Oogonien sowie die Menge der in ihnen erzeugten Oosporen sehr gross. Wenn trotzdem keine Antheridien an ihnen entstehen, so folgt daraus, dass ein vollkommen normaler Zustand der Oogonien möglich ist ohne die Ausscheidung des die Antheridienbildung hervorrufenden Stoffes. Die Unterdrückung der männlichen Organe darf daher nicht in der landläufigen Weise als pathologisch aufgefasst werden. Da in dem zum Versuch benutzten Mycelium geringe Mengen von Phosphaten vorhanden sind und das Hämoglobin des Handels kleine Beimengungen von Kalium und Phosphorsäure, wesentlichen Bestandtheilen der Blutkörperchen, enthält, so muss man auf den Gedanken kommen, dass das Hämoglobin resp. sein Umwandlungsproduct im Pilzplasma geradezu der Antheridienbildung entgegenwirkt und dass die überhaupt vorhandene Menge von Phosphaten nur zur Vermehrung der Oogonien verwendet wird. Erst bei reichlichem Zusatz von Phosphaten können diese die Oogonien zur Antheridienbildung bringen, aber doch nicht in besonders lebhaftem Grade. Jedenfalls geht aus diesen Versuchen noch klarer die specifische Rolle hervor, die die Phosphate für die Antheridienbildung spielen, und vielleicht dienen sie auch dazu, die Hyphenzweige erst in den Reizzustand zu versetzen, der sie befähigt, auf den vom Oogonium ausgehenden chemischen Reiz mit der Bildung eines Antheridiums zu antworten. Wie verwickelt hier die Verhältnisse liegen, geht auch aus der wechselnden Bedeutung der verschiedenen Phosphate hervor; bei Leucin ist das Trikaliumphosphat am günstigsten für die Antheridienbildung, weniger das Dikaliumphosphat, am wenigsten Dinatriumphosphat, während gerade das zuletzt genannte Salz in Hämoglobinlösungen die relativ beste Wirkung ausübt.

In manchen Fällen scheinen sich die Antheridienanlagen direct wieder in vegetative Fäden umwandeln zu können, allerdings auch wieder unter dem Einfluss der Oogonien. In manchen Kulturen, in denen die Oogonienbildung begann, aber nicht normal verlief, wuchsen antheridienähnliche Zweige nach den weiblichen Organen

hin und drangen in sie hinein. Anstatt aber zu befruchten, wucherten sie im Inhalt und verzehrten ihn. Sehr wahrscheinlich entstanden diese antheridienähnlichen Zweige unter dem Einfluss der allmählich absterbenden Oogonien.

Nachdem wir bei der Besprechung der Antheridienbildung die Bedeutung anorganischer Salzverbindungen kennen gelernt haben, interessirt in Bezug auf sie noch die Frage, bei welcher Concentration sie die Oosporenbildung hemmen. Die Versuche wurden in verschiedener Weise angestellt; Mycelstücke von Fleischextract-Gelatine wurden in Agar-Agar gelegt, dem Salze verschiedener Concentration zugesetzt waren. Ferner wurde Mycelium aus Erbsenkulturen in die Lösungen der reinen Salze oder in solche versetzt, die mit je einer Erbse auf 50 ccm Lösung sterilisirt worden waren, so dass gute Nährstoffe für den Pilz vorhanden waren. Im allgemeinen waren die Resultate stets die gleichen; ein Gehalt von 0,5 % Chlornatrium, Kalisalpeter, schwefelsaurem Ammon, Knop-scher Nährlösung mit oder ohne Kalk etc. bedeutet die Grenze der Concentration für die Oosporenbildung. Zweifellos werden in solchen Lösungen Oogonien noch angelegt; aber sie werden zu Gemmen oder gehen bei Beginn der Eizellenbildung zu Grunde. Nur ein kleiner Theil der Anlagen brachte es besonders in den Salzlösungen mit je einer Erbse bis zur Reife von Oosporen. Rohrzuckerlösungen wirken auf den Process erst bei höherer Concentration, als ihrem Salpeterwerth entspricht, hemmend ein. In einer 3 proc. Rohrzuckerlösung (isotonisch mit 0,88 % Salpeter), die mit einer Erbse sterilisirt wird, bilden sich noch zahlreiche reife Oosporen aus; bei 5 % werden nur noch wenige Oogonien reif, während die Mehrzahl der angelegten, die sich durch ihre Grösse auszeichnen, nicht zur Reife gelangen. Nach diesen Versuchen werden Sporangien- wie Oogonienbildung wesentlich bei der gleichen Concentration gehemmt.

Fassen wir die Beobachtungen über die Bedingungen der Oogonien- resp. Oosporenbildung zusammen, so ergiebt sich Folgendes:

1. Bei einem Mycelium, dem beständig frische Nahrung zur Verfügung steht, kommt es niemals von selbst zur Oogonienbildung. Junge eben angelegte Oogonien werden durch frische Nährlösung zum vegetativen Wachsthum angereizt; ältere werden dadurch getödtet.

2. Kräftig ernährtes Mycelium schreitet in wenigen Tagen zur Oogonienbildung, sobald es in eine nahrungsarme Umgebung

versetzt wird, in der Sporangienbildung vereinzelt oder gar nicht stattfindet.

3. In guten Nährlösungen, am besten bei einer solchen Concentration, bei der die Sporangienbildung nicht erfolgen kann (s. p. 542), geht das Mycelium zur Oogonienbildung über, sobald die Nährlösung durch sein Wachsthum chemisch verändert ist und an Nährwerth verloren hat.

4. Die Oogonienbildung wird besonders durch Phosphate befördert, die zugleich auch für die Entstehung der Antheridien nothwendig sind. In phosphatarmen Nährlösungen bilden sich antheridienfreie Oogonien aus; besonders reichlich entstehen solche in reinen Hämoglobinlösungen.

5. In manchen Nährlösungen wie z. B. in solchen von Pepton, Gelatine etc. werden schon bei relativ niederer Concentration durch das Mycelium Stoffwechselproducte ausgeschieden, die die Oogonienbildung verhindern.

Die Oogonienbildung hängt nach diesen Sätzen in ähnlicher Weise wie die Sporangienbildung von einer Veränderung der Ernährung ab; in beiden Fällen spielt eine Art Nahrungsmangel die Rolle des auslösenden Reizes. Für die Sporangienbildung muss der Nahrungsmangel direct die wachsenden Hyphenenden treffen, während das übrige Mycelium sich weiter kräftig ernähren kann. Für die Oogonienbildung muss die Ernährung des gesammten Myceliums, namentlich der nahrungaufnehmenden älteren Theile allmählich herabgesetzt werden. Diese Nahrungsverminderung übt auch eine gewisse verzögernde Wirkung auf das Wachsthum aus. Jedoch können die peripherischen Hyphen einer Mycelmasse noch ruhig weiter wachsen, weil sie in ihrer Nähe noch Nährtheilchen genug vorfinden, während die älteren Hyphen sich bereits in einer Umgebung befinden, der ein grosser Theil der wesentlichen Nährstoffe entzogen sind. Die aus den stärkeren Hyphen entstehenden Seitenzweiglein kommen sehr bald in diese nahrungsarmen Flüssigkeitsschichten und werden deshalb zuerst zur Oogonienbildung veranlasst. Aber dann darf der Nahrungsmangel nicht zu plötzlich und vor allem nicht zu stark zur Wirkung kommen. Denn sowie die Zweiglein, auch wenn sie bereits zu einer Oogoniumanlage angeschwollen sind, einem schnellen und gänzlichen Nahrungsmangel ausgesetzt werden, z. B. durch starke Verdünnung des Nährmediums oder durch Versetzung in reines Wasser, so erfolgt eine Umwandlung der jungen Oogonien in Sporangien. Das Concentrations-

minimum der wesentlichen Nährstoffe, bei welchem die ersten Anfänge der Oogonienbildung erzeugt werden, liegt demnach höher als dasjenige, welches Sporangienbildung veranlasst. In einer Hämoglobinlösung von 0,05 % entstehen die jungen Oogonien bereits nach 2—3 Tagen, während Sporangien erst nach 5—6 Tagen bei stärkerer Nahrungsabnahme auftreten, wenn auch nur vereinzelt aus früher angegebenem Grunde; leichter beobachtet man die Sporangien bei 0,03—0,04 %. Bei 0,01 % entstehen anfangs vereinzelte Sporangien, darauf viele Oogonien und schliesslich wieder Sporangien. Das Concentrationsminimum des Hämoglobins liegt demnach für die Sporangienbildung ungefähr bei 0,01 %, für die Oogonienbildung bei 0,04—0,05 %. Genauere Bestimmungen liessen sich nicht ausführen, namentlich nicht bei anderen Nährstoffen, in denen die Oogonienbildung später erfolgt. Mit der allmählichen Nahrungsverminderung in der Flüssigkeit um die dichten centralen Partien des Myceliums geht dieses allmählich in den Zustand über, in welchem bei Erreichung des Concentrationsminimums die ersten directen Vorbereitungen für den Fortpflanzungsprocess angeregt werden. Die erste bemerkbare Veränderung, der andere unbekannte Processe vorausgehen, besteht in dem Aufhören des Wachsthums und in der starken Anschwellung. Dieser Stillstand des Wachsthums ist nicht die directe Folge des Nahrungsmangels in der Umgebung, sondern erst secundär durch die inneren Vorgänge in der Hyphe hervorgerufen. Denn bei dem Grade des Nahrungsmangels, der Oogonienbildung hervorruft, kann Wachsthum noch lange fortgehen. Durch die starke Ausweitung des Hyphenendes wird das hydrostatische Gleichgewicht in der schlauchförmigen Hyphe erheblich gestört und ein lebhafter Strom von Plasmainhalt sammt Zellkernen nach dem jungen Oogonium hingelenkt. Dieses Hinströmen wird wahrscheinlich noch gesteigert durch chemotaktisch wirkende Substanzen, die in der Anlage entstehen. Die Kugel, mit Inhalt dicht erfüllt, dessen Concentration sehr bedeutend die des wässerigen Tragfadens übersteigt, wird dadurch gereizt, sich mit Hülfe einer Querwand abzutrennen. Nach dieser Abtrennung ist das junge Oogonium selbstständig geworden; es vermag unter Umständen auch nach Verletzung des Tragfadens sich weiter zu entwickeln. Dann beginnen die lebhaften Umwälzungen des Inhaltes bis zur Bildung der nackten Eizellen. Kurz vor dem eigentlichen Ballungsprocess (de Bary 81, p. 36) müssen jene inneren Veränderungen erfolgen, durch welche das

junge Oogonium die Fähigkeit verliert, bei Nahrungszufuhr auszuwachsen oder bei starkem Nahrungsmangel Zoosporen zu bilden. Von diesem Momente ab kann es nur Eizellen resp. Oosporen bilden oder muss zu Grunde gehen. Sehr wahrscheinlich hängt diese wesentliche Umgestaltung der Oogoniumzelle mit den Veränderungen, die die Zellkerne betreffen, zusammen. Nach Trow (95, p. 630, 99, p. 158) wird ein grosser Theil der im jungen Oogonium befindlichen Zellkerne aufgelöst, so dass später jede Eizelle nur einen einzigen Zellkern besitzt; zugleich ist bei den Eikernen eine Reduction der Chromosomen um die Hälfte eingetreten.

In den bisherigen Betrachtungen über die Oogonienbildung sind hauptsächlich solche Fälle berücksichtigt worden, in denen die Sporangienbildung ausgeschlossen oder wenigstens sehr beschränkt war. Die beiden Fortpflanzungsprocesse stehen in einem sehr lockeren Verhältniss zu einander, welches sich wesentlich nur darin äussert, dass beide das in dem Mycelium aufgespeicherte Nährplasma für ihre Entwickelung brauchen. Daher werden niemals beide Processe gleichzeitig in höchster Intensität verlaufen können; die Unterdrückung der einen Fortpflanzung wird immer von Vortheil für das Stattfinden der andern sein. Die Verschiedenheit der physiologischen Bedingungen bringt nothwendig diesen Gegensatz mit sich; im Uebrigen vermag man je nach den Ernährungsbedingungen die beiden Fortpflanzungsweisen in wechselnder Aufeinanderfolge oder auch nebeneinander erfolgen zu lassen.

Bei plötzlicher Nahrungsentziehung und einer Temperatur von 25° C. tritt bei einem kräftig ernährten Mycelium eine so lebhafte Sporangienbildung ein, dass der gesammte Plasmainhalt schliesslich in Form von Zoosporen entleert wird. In Leucin (0,1 %) mit Trikaliumphosphat 0,1 % geht die Hauptmasse des Plasmainhaltes eines gleich gut ernährten Myceliums in Oosporen über. Versetzt man ein Myceliumgeflecht aus einer Fleischextract-Gelatine in reines Wasser bei niederer Temperatur (6—8° C.), so beobachtet man anfangs Sporangienbildung später Oogonienbildung. Die gleiche Aufeinanderfolge ergiebt sich im Laufe weniger Tage, wenn Mycelium aus einer Erbsenkultur in Wasser mit etwas Fibrin oder Syntonin gebracht wird. In Hämoglobinlösung von 0,05 % tritt in wenigen Tagen die lebhafteste Oogonienbildung ein, auf die lebhafte Sporangienbildung folgen kann, wenn man das Hämoglobin stark verdünnt. In einer Lösung der gleichen Substanz von 0,005 % bilden die an

der Peripherie ausstrahlenden Hyphen Sporangien, während an den mittleren Hyphen gleichzeitig Oogonien entstehen. Von diesen Erfahrungen aus, wie von allen den verschiedenen Versuchen aus, die im Vorhergehenden besprochen worden sind, lässt sich leicht das Verhalten der Pilze auf natürlichen Substraten wie den todten Insecten verstehen. Wir haben früher (p. 546) kennen gelernt, dass ein Theil des Myceliums im Insectenkörper wuchert, ein anderer nach Aussen in das umgebende Medium mit vielen Zweigen strahlt, die nach einigem Wachsthum Sporangien bilden müssen, weil sie sehr bald in nahrungsarme Flüssigkeitsschichten kommen. Diese Sporangienbildung geht so lange fort, als frische gute Nahrung durch Verdauung des Thierkörpers gewonnen wird. Erst dann, wenn dieser Nahrungsvorrath sich seinem Ende nähert, entstehen die Bedingungen für die Oogonienbildung. Das gesammte Mycelium empfindet das allmähliche Verschwinden der Nährstoffe und wird dadurch in seinem Innern zu anderen Stoffwechsel-Processen veranlasst, die zur Oogonienbildung führen. Anfangs kann an den äussersten Enden der Hyphen Sporangienbildung nebenhergehen.

Das Verhalten der Oosporen nach ihrer Reife ist nicht ausführlich von mir untersucht worden. In Bezug auf die Keimungsweise habe ich die Beobachtungen de Bary's (81, p. 70—71) bestätigen können, die sich nach dem Vorhergehenden leicht verstehen lassen. Die gewöhnliche Art der Keimung besteht in der Bildung eines Keimschlauches, der zum Sporangium wird; sie muss stets eintreten, wenn die keimenden Oosporen sich in einer nahrungsarmen Flüssigkeit befinden, wie auch jeder andere Myceltheil, der gewisse Nahrungsstoffe im Innern besitzt, sich in gleicher Weise verhält. Nebensächlich ist es, ob der Keimschlauch etwas kürzer oder länger wird, bevor er das Sporangium ausbildet. Das hängt einmal von der Menge der in der Oospore aufgespeicherten Nahrung ab, ferner auch davon, ob die Umgebung völlig arm an brauchbaren organischen Substanzen ist oder kleine Mengen von solchen enthält. Die zweite Keimungsart besteht in der Bildung vegetativer Mycelfäden; sie muss stets dann vor sich gehen, wenn die keimende Oospore sich in einer guten Nährlösung befindet. Das aus ihr hervorgehende Mycelium kann dann Sporangien oder gleich wieder Oogonien bilden; es verhält sich in keiner Weise verschieden von irgend einem beliebigen anderen aus einer Zoospore oder einem Hyphenstück entstandenen Mycelium. Auf die Zeit, welche von der Reife der Oosporen ab bis zu ihrer Keimung verläuft, legt

de Bary (81, p. 80) einiges Gewicht, weil diese Ruheperiode bei den einzelnen Species unter anscheinend gleichen Bedingungen verschieden lange Zeiträume beansprucht. Bei *Sapr. monoica* beträgt die Ruhezeit ungefähr 68—145, bei *Thureti* 45—92 Tage. Diese grossen Schwankungen bei der gleichen Species erklären sich wohl aus der sehr ungleichmässigen Temperatur, der die Kulturen de Bary's ausgesetzt waren. Nach meinen Beobachtungen regulirt sich die Ruheperiode in erster Linie nach der Temperatur. Ich habe Oogonien mit reifen Oosporen aus verschiedenen Kulturen einer gleichmässigen Temperatur von 23—25° C. ausgesetzt; in 8 bis 10 Tagen trat die Keimung ein und zwar bei der überwiegenden Masse der vorhandenen Oosporen. In diesen Versuchen wurde das Material aus der alten Kultur, in der die Oogonien entstanden waren, in reines Wasser gebracht; es ist das vortheilhaft, weil die Stoffwechselproducte in der alten Kultur verzögernd wirken können. Dagegen habe ich keine besseren Resultate erhalten, als an Stelle des Wassers eine verdünnte Salz- oder Leucinlösung angewendet wurde.

III. Die Fortpflanzung durch Gemmen.

Schon von mehreren Beobachtern der Saprolegnieen ist beschrieben worden, dass bei diesen Pilzen unregelmässig geformte, durch Querwände abgegrenzte und mit Plasma dicht erfüllte Zellbildungen auftreten können. Pringsheim (74, p. 225) der das häufige Vorkommen von ihnen hervorhebt, nannte sie Reihen- oder Dauersporangien; de Bary (84, p. 155) bezeichnete sie als Dauergonidien. A. Fischer (92, p. 322) weist darauf hin, dass es sich in diesen Fällen nicht um normale Bildungen handelt, sondern um accessorische Ruheformen, welche das Mycelium unter ungünstigen äusseren Bedingungen erzeugt. Fischer bezeichnet diese Bildungen als Gemmen, welchen Ausdruck ich gleichfalls gebrauchen will, wenn sie auch von den Gemmen anderer Pilze z. B. der Mucorineen in ihrem Verhalten abweichen. Eine ganz andere Auffassung vertritt Maurizio, der sich eingehend mit diesen Bildungen beschäftigt, sie bei zahlreichen Saprolegnieen nachgewiesen hat. In seiner ersten Arbeit (94, p. 36) nennt er sie Sporangienanlagen; in der zweiten Arbeit (96 b) bevorzugt er den Ausdruck Conidien. Diese Bildungen sollen nach Maurizio die ursprüngliche Fortpflanzungsform vorstellen, aus der sich sowohl Sporangien wie

Oogonien entwickelt haben, die sich aber neben diesen Organen noch erhalten hat. In der Reihe der verschiedenen Species glaubt Maurizio verfolgen zu können, wie die anfangs regellosen Conidienstände sich zu regelmässigen ausbilden, die den Oogonienständen entsprechen. Bei den am höchsten stehenden Formen wie *Saprolegnia monilifera*, *torulosa* verschwinden gleichsam die Conidien, weil sie sich in allen ihren Eigenschaften mit den Oogonien decken. Diese Anschauungen Maurizios gehören zu jenen phylogenetischen Speculationen, die deshalb wenig Ueberzeugungskraft besitzen, weil sie von einem ganz willkürlichen Standpunkt ausgehen. Mindestens mit dem gleichen Recht, nach meiner Ueberzeugung mit grösserem Recht, kann man sagen, dass die Zoosporenbildung die ursprüngliche Fortpflanzungsform ist, weil die niederen, den Saprolegnieen verwandten Pilze schon diese Art der Fortpflanzung besitzen. Die Oogonienbildung wird man mit Recht von der Sporangienbildung ableiten können; aber der Differencirungsprocess hat sicherlich schon bei den niederen Pilzen seinen Anfang genommen, die Saprolegnieen haben ihn nur weiter geführt. Die Gemmenbildungen haben nach meiner Ansicht sehr geringe phylogenetische Bedeutung; sie treten selbständig bei den verschiedenartigsten Pilzen auf, oft in analoger Form, und hier bei den Saprolegnieen sind sie so augenscheinlich Hemmungsbildungen, dass sie, wenn nicht ganz besondere Gründe vorliegen — was nicht der Fall ist — für phylogenetische Betrachtungen ausser Acht fallen. Dabei kann man diese Gemmen doch als normale Bildungen bezeichnen, da sie unter ganz bestimmten Bedingungen auftreten und zweifellos regelmässig der Fortpflanzung der Species dienen. Die Schwierigkeit, diese Bildungen richtig aufzufassen und zu benennen, liegt darin, dass sie in die gewöhnlichen Definitionen nicht hineinpassen, weil sie weder morphologisch noch physiologisch scharf charakterisirt sind. Sie sind weder typische Gemmen noch Conidien; ich wähle nur den ersteren Ausdruck, weil sie ihrer Entstehung und Bedeutung nach mehr den Gemmen als den Conidien entsprechen. Schliesslich lässt sich darüber streiten, obschon aus solchem Streit nicht viel herauskommt. Morphologisch sind die Gemmen nur dadurch charakterisirt, dass es abgegrenzte Hyphenstücke mit dichtem Plasmainhalt sind; ihre Gestalt variirt ausserordentlich, so dass bei der einen Species *mixta* alle die Formen zu finden sind, welche Maurizio bei den verschiedensten Arten beschrieben hat (Fig. 2, *A*—*D*). Sie sind cylindrisch oder keulenförmig,

birn-, oval-, kugelförmig, sie treten vereinzelt oder in Reihen oder in Ständen auf; sie sind ganz kurz oder nehmen lange Fadenstücke



Fig. 2. *Saprolegnia mixta.*

A—D verschiedene Formen von Gemmen; *s* aus Sporangienanlagen, *o* aus einer Oogoniumanlage, *m* aus einem Mycelstück entstanden. *g* Gemmenkette, eine Gemme vegetativ auskeimend. (Nach Zeichnungen von Herrn Dr. Kalberlah).

ein, sie sind unverzweigt oder in verschiedener Weise mit Auszweigungen versehen. In ihren physiologischen Eigenschaften stehen

die Gemmen in der Mitte zwischen vegetativen Myceltheilen und echten Dauerzuständen. Es sind Zellbildungen, die bis zu einem gewissen Grade als ruhend zu bezeichnen sind. Denn unter den Bedingungen, die ihre Bildung veranlasst haben, wachsen sie nicht weiter oder entwickeln sich in anderer Weise. Auf der anderen Seite fehlt den Gemmen ein Hauptcharakter echter Ruhezustände, nämlich die Fähigkeit in einen Zustand latenten Lebens überzugehen und dadurch längere Zeit hindurch der Ungunst äusserer Verhältnisse zu widerstehen. In den Gemmen von *Saprolegnia* gehen die inneren Lebensthätigkeiten vor allem die Athmung relativ lebhaft vor sich, so dass nur die dichte Ansammlung von Nahrungssubstanzen ein mehrmonatliches Leben gestattet. Lässt man die Gemmen im Wasser, in dem sie entstanden sind, ruhig liegen, so bemerkt man nach einer Reihe von Wochen, wie sie immer durchsichtiger und inhaltsärmer werden und schliesslich durch Verhungerung absterben. Bei einer Temperatur von 30° C. verhungern sie in Folge der gesteigerten Athmung in wenigen Tagen. Die Zeit der Ruhe, die die Gemmen aushalten können, variirt sehr, weil sie einmal von der Menge der Nahrungssubstanz abhängt, die die Gemme bei ihrer Bildung mitbekommen hat und ferner von der Temperatur, die während der Ruhezeit auf sie einwirkt. Maurizio hat nach 7monatlichem Liegen der Gemmen noch ihre Keimung beobachtet. Ferner vertragen die Gemmen unter keinen Umständen das Austrocknen. Trotzdem werden sie in der freien Natur, wie Maurizio (96a p. 16) richtig hervorgehoben hat, eine wichtige Rolle spielen, indem sie den Pilz einige Wochen bei Mangel genügender Nahrung erhalten, andererseits bei neuer Nahrung sofort entwicklungsfähig sind, was für die Oosporen im allgemeinen nicht gilt.

Möglich wäre es nun, dass bei anderen Saprolegnieen die Gemmen als schärfer differencirte, selbstständige Fortpflanzungsorgane ausgebildet würden. Vielleicht ist dies der Fall bei der von Maurizio (94) beschriebenen *Sapr. rhaetica*, bei der die angeschwollenen Gemmen in langen Reihen entstehen und sich durch die Fähigkeit der Loslösung auszeichnen. Dagegen scheinen die reihenförmig angeordneten Gemmen von *Sapr. torulosa* (de Bary 88, p. 9) nichts anderes als Hemmungsbildungen ganzer Oogonien zu sein, da diese Organe bei der betreffenden Species in der Regel reihenförmig angeordnet sind.

Die wesentliche Bedingung der Gemmenbildung ist Nahrungsmangel d. h. der gleiche Factor, der auch Sporangien- und Oogo-

nienbildung veranlasst. Deshalb muss näher untersucht werden, worin sich der Process der Gemmenbildung von den anderen Processen unterscheidet. Der Nahrungsmangel erregt lebhafte Gemmenbildung nur unter solchen Umständen, in denen weder Sporangien noch Oogonien zur Reife gelangen können. Dieses tritt ein 1. wenn durch den Einfluss verschiedenartiger Substanzen der Reifeprocess der beiden Fortpflanzungsformen gehemmt ist, 2. wenn der in den Mycelhyphen vorhandene Nahrungsgehalt unter ein gewisses Minimum sinkt. Die erste Veranlassung zur Gemmenbildung lässt sich leicht herbeiführen, sobald man gut ernährtes Mycelium in Lösungen anorganischer Salze oder auch organischer Körper von geringem Nährwerth bringt, deren Concentration eine gewisse Grenze überschreitet. In den Lösungen von Chlornatrium, salpetersaurem, phosphorsaurem Kali etc. von 0,1—0,3 % ebenso in Lösungen von Kreatin, Aethylurethan etc. von 0,5 % erfolgt lebhafte Zoosporenbildung; in den Salzlösungen von 0,5 % und höherer Concentration ebenso in den Lösungen der stickstoffhaltigen Körper von 1 % tritt Gemmenbildung ein. Zahlreiche andere Beispiele finden sich in den früher angegebenen Tabellen, in denen häufig auf das Vorkommen der Gemmen Bezug genommen ist. Selbst wenn in solchen Lösungen nahe der oberen Concentrationsgrenze z. B. 0,4 % Chlornatrium etc. die Zoosporenbildung in den ersten Tagen bemerkbar ist, so wird sie doch sehr bald durch die Gemmenbildung ersetzt. In allen diesen und ähnlichen Fällen sind es zunächst Sporangienanlagen, die direct zu Gemmen werden. Aber bei den Oogonienanlagen beobachten wir die gleiche Umwandlung in Gemmen. In jenen Lösungen von 0,5 % phosphorsaurem Kali, salpetersaurem Kali etc. beginnen nach einigen Tagen kugelige Oogoniumanlagen zu entstehen, die bisweilen zur Bildung von Eizellen schreiten und dann meist zu Grunde gehen, die Mehrzahl wandelt sich in Gemmen um. Selbst bei Gegenwart gut ernährender Substanzen z. B. 0,1 % Leucin bewirkt der Zusatz von 0,5 % phosphorsaurem Kali, das an und für sich dem Process so äusserst günstig ist, die allerlebhafteste Gemmenbildung aus Oogonien, so dass nur wenige Oogonien wirklich zur Reife gelangen.

Die Gemmenbildung unterscheidet sich von der Sporangien- wie Oogonienbildung noch weiter dadurch, dass sie weniger Nahrungssubstanz beansprucht. Eine nicht gut ernährte Hyphe kann durch Nahrungsmangel in der Umgebung zu den ersten vorbereitenden Schritten für die Sporangienbildung veranlasst werden; aber die in ihr befindliche Nahrungssubstanz reicht nicht aus den Process zu Ende

zu führen, und das Hyphenende bildet sich bloss zur Gemme aus. Bei jeder Mycelmasse, die in reines Wasser oder verdünnte Nährlösungen übergeführt wird, kommt der Moment, wo die allmähliche Erschöpfung der Nahrung nur noch die Gemmenbildung gestattet. Es ist gar nicht nöthig, dass bestimmte Sporangien- oder Oogoniumanlagen durch den Mangel an Nährstoffen zu Gemmen werden; schliesslich sammelt sich das Plasma an irgend welchen Stellen an, um die so mannigfach geformten Gemmen zu erzeugen.

Aber auch für die Gemmenbildung darf der Ernährungszustand nicht unter ein gewisses Maass sinken; geschieht dieses, so kann nur noch Wachsthum vor sich gehen, und es muss schliesslich der Tod eintreten. In jenen Substanzen wie Gelatine, Pepton, Fleischextract, in denen von einer gewissen Concentration ab weder Sporangien noch Oogonien gebildet werden, kommt es auch niemals zu einer Gemmenbildung. In solchen Nährmedien sind es die Stoffwechselproducte, die das Mycelium zu stark geschwächt haben. In Lösungen der Kohlehydrate z. B. von Glykogen 1 %, Maltose 1 %, Traubenzucker 1 % beobachtet man ebensowenig Gemmenbildung, obwohl keine schädlichen Stoffwechselproducte in Frage kommen. Hier ist es der Stickstoffmangel, der bei fortgehendem Wachsthum zu einer allmählichen Aushungerung führt, so dass das Mycelium im Moment, wenn die Kohlenstoffverbindung zu mangeln beginnt, unfähig ist irgend eine Fortpflanzung zu zeigen. Bei rechtzeitiger Entfernung aus der Lösung, bei ihrem Ersatz durch Wasser kann noch Gemmenbildung, wenn auch in geringem Grade, zu Stande kommen. Bei Gegenwart vortrefflich ernährender Substanzen z. B. im Erbsenwasser wird die Gemmenbildung durch osmotisch wirkende Zusätze z. B. 1 % Salpeter oder kalkfreie Knop'sche Nährlösung oder 6 % Rohrzucker ebenfalls verhindert, während das Wachsthum ungestört lange Zeit fortgehen kann.

Von anderen äusseren Bedingungen, die auf den Process der Gemmenbildung Einfluss haben, ist in erster Linie die Temperatur zu nennen, weil sie ihn besonders lebhaft befördert. Wir haben früher kennen gelernt, dass das Maximum für die Zoosporenbildung bei 32—33 ° C. liegt. Das soll nur heissen, dass noch bewegliche Zoosporen bei dieser Temperatur erzeugt werden; die Mehrzahl der Hyphenenden geht bereits bei 32 ° C. zur Gemmenbildung über. Ausschliesslich herrscht sie bei 34—36 ° C. Man kann bereits bei 24—26 ° C. fast ausschliessliche Gemmenbildung herbeiführen, sobald man Mycelstücke einer Fleischextract-Gelatine-Kultur in Agar-Agar

versetzt. Die Zoosporenbildung wird im wesentlichen durch die Gallerte, die Oogonienbildung durch die Temperatur gehemmt; in wenigen Tagen entsteht eine Unmasse höchst unregelmässig gestalteter einfacher oder verzweigter Gemmen. Die Temperatur wirkt aber nicht als ein directer Reiz, sondern fördert den Process der Gemmenbildung nur dadurch, dass sie durch Steigerung des Wachsthums und namentlich der Athmung schneller Nahrungsmangel in der Umgebung herbeiführt und dass durch Hemmung der anderen Fortpflanzungsweisen mehr Nahrungssubstanz dem Mycelium zur Verfügung steht. Bei genügend vorhandener Nahrung in der Flüssigkeit oder in der Gallerte kann höhere Temperatur nie für sich allein Gemmenbildung erregen.

In Bezug auf die Feuchtigkeit verhält sich die Gemmenbildung wie die beiden anderen Fortpflanzungsarten, insofern sie niemals in feuchter Luft stattfindet; sie unterscheidet sich von der Zoosporenbildung und stimmt mit der Oogonienbildung darin überein, dass sie innerhalb einer Agar-Gallerte von 1—2 % noch möglich ist. In Bezug auf die Frage nach dem Einfluss des Sauerstoffs sind nur wenige Versuche angestellt worden. In guten Nährlösungen zeigten sich keine Gemmen, als das Mycelium während drei Tagen bei einem Luftdruck von 2—3 mm Quecksilber gehalten wurde; sie entstanden aber auch nicht, als das Mycelium in einer nahrungsarmen Agar-Gallerte während 8 Tagen bei dreimaliger Lufterneuerung dem gleichen Luftdruck von 2—3 mm ausgesetzt wurde. In den Versuchen mit ausgekochtem Wasser (s. p. 551) beobachtet man nach 5—6 Tagen unfertige Sporangien, die man schliesslich als Gemmen bezeichnen könnte, die aber doch bald zu Grunde gehen, wenn man sie nicht in lufthaltiges Wasser bringt, wo sie zur Ausbildung der Zoosporen gelangen. Eine Bildung von solchen Gemmen, die den Sauerstoffmangel längere Zeit aushalten, konnte nicht bemerkt werden.

Grosser Nahrungsmangel oder Vorhandensein von Substanzen, die durch ihre chemischen oder physikalischen Eigenschaften hemmend auf Sporangien- und Oogonienbildung einwirken, ferner hohe Temperatur sind die wesentlichen Anlässe für die Entstehung der Gemmen. Entsprechend ihren unbestimmten und schwankenden morphologischen Charakteren zeigen sich die Gemmen auch in Bezug auf die Bedingungen ihrer Bildung viel weniger einheitlich als die Sporangien oder Oogonien. Einerseits sind es Hemmungsformen dieser Organe selbst, andererseits entstehen sie direct

aus dem vegetativen Mycelium bei höchstem Nahrungsmangel. Unfähig noch eine der höheren Fortpflanzungsformen zu entwickeln, sammelt sich das dem Verhungern ausgesetzte Plasma der Hyphen an einzelnen Punkten, sei es an dem Ende sei es an anderen Stellen an und grenzt sich durch eine resp. zwei Querwände von den inhaltsleeren Theilen ab, in denen neben dem Zellsaft eine sehr dünne Wandschicht übrig bleibt, die bald zu Grunde geht. In jenen Flüssigkeiten, in denen die Stoffwechselproducte sich bis zu einem schädlichen Grade ansammeln, reagirt das Plasma nur in der Weise, dass es sich innerhalb der Hyphen zu kurzen cylindrischen Massen contrahirt, die aber nicht das Vermögen besitzen sich durch Zellwandbildung zu individualisiren und nach einiger Zeit zu Grunde gehen müssen.

Die Weiterentwickelung der Gemmen erfolgt, wenn die Bedingungen, unter denen sie entstanden sind, irgendwie verändert werden: sie sind nicht im Stande von sich aus wie die Oosporen bei unveränderten Bedingungen sich zu neuen Lebenskeimen umzubilden. Sie gehen zu Grunde, wenn nicht die äusseren Bedingungen ihnen zu Hülfe kommen. Je nach der Veränderung der äusseren Bedingungen und je nach dem Zustand, in dem die Gemmen sich befinden, kann die Weiterentwicklung entweder durch Bildung von Keimschläuchen oder durch Bildung von Zoosporen geschehen. Die vegetative Keimung erfolgt ausschliesslich bei allen Gemmen, sobald sie von einer frischen guten Nährlösung umgeben werden. Man kann diesen Entwickelungsprocess auch in der alten Flüssigkeit, in der die Gemmen entstanden sind, erregen, wenn man z. B. eine Erbse hineinlegt. Aber der Versuch gelingt nicht vollständig, wenn die Flüssigkeitsmenge, in der sich die Gemmen gebildet und einige Zeit aufgehalten haben, sehr gering war, so dass sich in ihr die Stoffwechselproducte angesammelt haben. Die Entfernung aus der alten Kultur, die Versetzung in frische Nährlösung bleibt immer das beste Mittel die Gemmen zur lebhaftesten vegetativen Entwickelung zu bringen. Gegenüber der Qualität und Quantität der Nährstoffe verhalten sich die Gemmen im allgemeinen wie irgend welche anderen Myceltheile; sie wachsen nur bei Gegenwart solcher Nährstoffe aus, die überhaupt für das Wachsthum der Pilze geeignet sind und deren Concentration einen höheren Werth als das früher besprochene Minimum besitzt (s. p. 539). In sehr verdünnten Nährlösungen oder bei Substanzen von geringem oder mangelndem Nahrwerth oder einfach in reinem Wasser gehen die

Gemmen zur Zoosporenbildung über. Es wäre möglich, dass die Gemmen in Folge ihres relativ grossen Gehaltes an Plasma und Zellkernen noch bei einer Concentration Zoosporen bildeten, bei der vegetative Hyphen nur wachsen würden. Aber ein deutlicher Unterschied zwischen Hyphen und Gemmen liess sich wenigstens bisher nicht nachweisen; auch für die Gemmen, wie für die Hyphen liegt das Concentrationsminimum des Hämoglobins bei 0,01 %, des Leucins bei 0,1 %. In diesen Lösungen keimte die Mehrzahl der Gemmen vegetativ aus, und nur wenige bildeten Zoosporen.

Bei allen Gemmen, die noch relativ jung sind, die besonders aus Sporangienanlagen in Folge der hemmenden Wirkung von Salzen etc. entstanden sind, ruft die Versetzung in reines Wasser die intensivste Zoosporenbildung hervor. Sind aber die Gemmen durch Nahrungsmangel im Wasser entstanden oder haben sie überhaupt längere Zeit in der Flüssigkeit, in der sie gebildet worden sind, verweilt, so wirkt der Uebergang in reines Wasser schwach oder überhaupt nicht. Dann gelingt es, die Zoosporenbildung zu veranlassen, indem man die Gemmen in eine verdünnte Nährlösung bringt, die gerade genügt, die Gemmen mit Nahrung zu versehen, aber nicht für lebhaftes vegetatives Wachsthum ausreicht. Sind die Gemmen durch höhere Temperatur z. B. von 33° C. entstanden, so gehen sie nach den ersten Tagen bei niederer Temperatur z. B. von 25° C. in Zoosporenbildung über; bei längerer Einwirkung der höheren Temperatur, durch die die Gemmen sehr nahrungsarm werden, genügt die Temperatur-Erniedrigung für sich allein nicht mehr, sondern sie muss durch die Wirkung einer Nährlösung unterstützt werden.

Die verschiedenartigsten Gemmenformen, die bei *Sapr. mixta* zu beobachten sind, zeigen in Bezug auf die Bedingungen ihrer Weiterentwickelung ein übereinstimmendes Verhalten. Auch die Oogoniumanlagen, die zu Gemmen werden, weisen keine Besonderheiten auf. Für sie besteht aber noch die Möglichkeit, dass sie sich zu normalen reifen Oogonien ausbilden. Bei *Sapr. rhactica* hat Maurizio (94, p. 43) einmal beobachtet, dass eine Sporangienanlage sich in ein reifes Oogonium umwandelte. Aus dieser Beobachtung geht aber nicht klar hervor, ob diese Sporangiumanlage wirklich eine Gemme war oder ob sie eben nicht eine junge Oogoniumanlage vorstellte, die von vielen anderen solcher Anlagen allein zur Reife gelangte. Für den eigentlichen Nachweis der directen Umwandlung einer Gemme in ein Oogonium müsste

von einer Kultur ausgegangen werden, die ausschliesslich Gemmen enthält. Nach den vorhergehenden Untersuchungen war es von vornherein sehr unwahrscheinlich, eine solche Umwandlung durch nahrungsarme oder nahrungsreiche Flüssigkeiten zu erzielen. Man musste vielmehr daran denken, die Gemmen in solche Bedingungen zu versetzen, die normaler Weise die Oogonienbildung hervorrufen, d. h. in eine solche Nährlösung zu bringen, die bereits bestimmte chemische Veränderungen für den Process erfahren hat. Ich brachte oogoniumartige Gemmen aus einer Mischung von Wasser mit 0,1% Nucleïn, in der keine reifen Oogonien sich befanden, in eine Lösung von 0,1% Leucin und 0,1% phosphorsaurem Kali, in der ein anderes Mycelium nach 5 Tagen Oogonien entwickelt hatte. In der That zeigten einige der Gemmen nach 2—3 Tagen die Umwandlung in Oogonien mit reifen Oosporen.

IV. Zusammenfassung.

Da in dem bald folgenden 3. Theile der Abhandlung die Probleme der Fortpflanzung bei den Pilzen von allgemeinen Gesichtspunkten aus erörtert werden, so will ich hier nur die speciellen Resultate der Untersuchung von *Saprolegnia* im Zusammenhang behandeln.

Saprolegnia mixta verhält sich nach den Untersuchungen wie die von mir früher geprüften Thallophyten, insofern ihre Fortpflanzung durch Zoosporen, Oosporen oder Gemmen in nothwendiger Abhängigkeit von bestimmten äusseren Bedingungen steht. Jede der genannten Fortpflanzungsweisen kann je nach den waltenden Einflüssen der Aussenwelt für sich allein oder in beliebiger Aufeinanderfolge erregt werden. Irgend eine auf inneren Gründen beruhende Tendenz zu einer bestimmten Fortpflanzung lässt sich nicht nachweisen. Allerdings beobachtet man bei der Entwickelung des Pilzes auf einem natürlichen Substrat, z. B. einer Fliege, die regelmässige Aufeinanderfolge von Sporangien- und Oogonienbildung, und Pringsheim (77) kam auf Grund solcher Beobachtungen zu der Annahme einer regelmässigen Abwechselung ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Generationen. Aber de Bary (81, p. 97—98) wies bereits überzeugend nach, dass jeder normal entwickelte Stock beiderlei Fortpflanzungsorgane trägt, und ein Wechsel verschiedener Generationen nicht vorhanden ist. Nach

den Beobachtungen desselben Forschers bilden auch die Oosporen nicht nothwendig bei der Keimung Zoosporen, sondern sie vermögen je nach den Bedingungen auch vegetativ auszukeimen. Meine Versuche bestätigen die Richtigkeit dieser Angaben; sie lehren unzweifelhaft, dass ein Generationswechsel bei *Saprolegnia* ebensowenig vorhanden ist wie bei *Eurotium* oder *Sporodinia*. Vergleichen wir das Verhältniss der Fortpflanzung zur Aussenwelt bei diesen drei Pilzgattungen, so tritt es uns bei jeder in eigenthümlicher Form entgegen. Doch stehen sich in dieser Beziehung *Eurotium* und *Sporodinia* näher und befinden sich in einem Gegensatz zu *Saprolegnia*, während diese Gattung mit *Sporodinia* viel grössere systematische Verwandtschaft besitzt als mit *Eurotium*. Der Gegensatz in physiologischer Hinsicht hängt damit zusammen, dass *Eurotium* und *Sporodinia* Landpflanzen sind, *Saprolegnia* zu den Wasserpflanzen gehört. Die beiden ersten bilden ihre Fortpflanzungsorgane nur in der Luft aus, wenn sie auch vermögen in Form des Myceliums innerhalb von Flüssigkeiten zu leben. *Saprolegnia* dagegen pflanzt sich nur in Flüssigkeiten fort, wenn sie auch in der Luft als Mycelium vegetiren kann. Bei den Pilzen, die ihre Fortpflanzungsorgane nur in der Luft ausbilden, spielt nach früheren Darlegungen von mir die Transpiration eine wichtige Rolle als ein den Bildungsprocess auslösender Reiz, während sie für *Saprolegnia* völlig gleichgültig resp. nur schädlich ist. Bei diesem Organismus kommt der chemischen Beschaffenheit des Nährmediums die entscheidende Bedeutung zu. Alle die Lebensäusserungen des Pilzes, die überhaupt mit sichtbaren Formveränderungen verbunden sind, hängen von diesem äusseren Factor ab. Deshalb hat *Saprolegnia* einen besonderen Werth für die Lehre von der Fortpflanzungs-Physiologie. Denn sie lehrt uns in klarster Weise, wie der gleiche äussere Factor bei der gleichen Species die wesentlichste Bedingung für die verschiedenartigen Fortpflanzungsformen sein kann, weil jede in einer anderen, für sie charakteristischen Weise von ihnen abhängig ist. Alle anderen sonst so wichtigen Einflüsse der Aussenwelt wie Licht, Sauerstoff, Feuchtigkeit, Temperatur treten bei *Saprolegnia* ganz zurück; sie sind allgemeine Lebensbedingungen, die innerhalb weiter Grenzen schwanken können, und für die Erregung der Fortpflanzungsprocesse keine specifische Bedeutung haben. Relativ am einflussreichsten ist noch die Temperatur; aber auch sie können wir zunächst ausser Acht lassen, wenn wir annehmen, der Pilz lebt bei

Temperaturen zwischen 10—20° C. Je nach der chemischen Beschaffenheit des Nährmediums kann *Saprolegnia mixta* sich in folgenden Daseinsformen entwickeln:

1. Ununterbrochen fortdauerndes Wachsthum:
   in allen guten Nährlösungen, so lange frische unveränderte Nahrung vorhanden ist, z. B. im Wasser mit Erbsen, in verdünntem Fleischextract (1—2 %), in Gelatine mit Pepton, in Mischungen von Wasser mit Albumin, Caseïn etc.
2. Rasche und vollständige Umwandlung des Myceliuminhaltes in Form von Sporangien und Zoosporen:
   nach Versetzung eines gut ernährten (s. 1) Myceliums in reines Wasser.
3. Wachsthum neben fortlaufender Zoosporenbildung:
   in sehr verdünnten Lösungen gewisser Nährstoffe, z. B. 0,005 % Hämoglobin, ferner bei Mycelien in Agar-Albumingallerte, die in fliessendem Wasser sich befindet.
4. Lebhafteste Oogonienbildung bei geringem Wachsthum:
   nach Versetzung eines gut ernährten Myceliums in Agar-Agar.
5. Lebhaftes Wachsthum, dann lebhafte Oogonienbildung:
   a) Oogonien mit Antheridien:
   in Lösungen von Leucin (0,1 %) mit Trikaliumphosphat (0,1 %).
   b) Oogonien ohne Antheridien:
   in Lösungen von Hämoglobin (0,05—0,1 %).
6. Wachsthum, dann Sporangienbildung, dann Oogonienbildung:
   nach Versetzung des Myceliums aus Gelatine-Fleischextract in Wasser, bei Kultur auf todten Insecten.
7. Wachsthum und nebeneinander Sporangien- und Oogonienbildung:
   in Wasser mit etwas Fibrin oder Syntonin.
8. Wachsthum, dann Oogonien-, später Sporangienbildung:
   nach kräftiger Ernährung des Myceliums Versetzung in 0,01 % Hämoglobin.
9. Lebhafteste Gemmenbildung:
   nach Versetzung eines gut ernährten Myceliums in 0,6 % Trikaliumphosphat, 1 % Chlornatrium u. s. w.
10. Wachsthum, Sporangien-, dann Gemmenbildung, oder Wachsthum, Oogonien-, dann Gemmenbildung, oder Wachsthum, Sporangien-, Oogonien-, dann Gemmenbildung:

in den Versuchen 3, 5, 6, wenn die Kultur bis zur völligen Erschöpfung des Nährmaterials gehalten wird.

Man könnte die Zahl der Fälle, in denen die verschiedenen Lebensäusserungen theils für sich allein, theils in wechselnder Reihenfolge veranlasst werden können, noch vermehren. Namentlich mit Hülfe des Temperatureinflusses lassen sich noch andere Combinationen äusserer Einwirkungen herstellen, durch die der Organismus nach Belieben des Experimentators bald zu dieser, bald zu jener Entwickelungsform genöthigt werden kann. *Saprolegnia* reagirt dabei mit einer Leichtigkeit und Bestimmtheit, dass die Resultate der Versuche fast mit der Sicherheit einer chemischen Reaction eintreten.

Bei allen diesen Versuchen mit *Saprolegnia* beobachten wir in entsprechender Weise wie bei anderen Organismen den Gegensatz von Wachsthum und der Fortpflanzung, deren drei verschiedene Formen das Gemeinsame haben, nur bei Beschränkung des Wachsthums entwickelt zu werden. Man kann von einem allgemeinen Standpunkt aus auch die Vermehrung durch Mycelstücke, die so häufig von mir angewandt worden ist, als eine Art Fortpflanzung bezeichnen. Aber damit darf nicht der nun einmal bestehende Gegensatz des vegetativen Mycelwachsthums und der durch bestimmte Eigenschaften charakterisirten Fortpflanzungsarten, Sporangien, Oogonien, Gemmen, beseitigt werden. Um dieses zu vermeiden, ist es besser, den Ausdruck Fortpflanzung nur auf diese besonderen Organe zu beschränken. Für *Saprolegnia* lässt sich dieser Gegensatz in schärfster Weise zur Anschauung bringen, weil die physiologischen Bedingungen für Wachsthum und Fortpflanzung sehr deutlich verschieden sind. Denn so lange dem Mycelium frische unveränderte Nahrung zur Verfügung steht und zugleich dafür gesorgt wird, dass eine schädliche Ansammlung von Stoffwechselproducten nicht stattfindet, geht das Wachsthum ununterbrochen fort; eine Fortpflanzung kann niemals eintreten. Der Nachweis dieser sehr wichtigen Thatsache geschah in der Art, dass aus einer guten Kultur ein beliebiges Stück des Myceliums in frische Nährlösung übertragen wurde. Es ist gleichgültig, ob dieses Mycelstück nur aus ganz jungen, eben im Wachsthum begriffenen Theilen besteht oder aus älteren, da auch diese genau wie die ersteren bei guter Nahrung sofort weiter wachsen. Auf die Physiologie des Wachsthums bin ich in meiner Arbeit nur in so weit eingegangen, als es für das Verständniss des Fort-

pflanzungsprocesses nöthig war. Es würde die Aufgabe einer besonderen Untersuchung sein, den näheren Zusammenhang von Wachsthum und Ernährung, sowie den Einfluss anderer äusserer Bedingungen auf das Wachsthum zu erforschen. Die Formen, in denen das Mycelium von *Saprolegnia* wächst, sind natürlich zunächst durch die Gattungs- resp. Art-Eigenschaften bestimmt; in allen Fällen handelt es sich um schlauchförmige verzweigte Fäden von begrenztem Durchmesser. Aber innerhalb dieses gegebenen Rahmens sind eine Menge verschiedenartiger Formgestaltungen nicht bloss möglich, sondern auch thatsächlich erreichbar, indem die äusseren Einflüsse, in erster Linie die chemische Beschaffenheit des Nährmediums, je nach der Art und der Grösse ihrer Wirkungen die Formbildung in bestimmter Weise beherrschen. Die Dicke des Durchmessers, die Stärke, Vertheilung und Gestaltung der Zweige, die Beschaffenheit des Zellinhaltes variiren in nothwendiger Abhängigkeit von dem Wechsel der äusseren Bedingungen. Wie verschiedenartig erscheint z. B. das Mycelium in einer Hämoglobin- oder in einer Glykogenlösung! Im ersteren Falle sieht man dicke Hyphen mit stark bräunlichem, körnigem Inhalt, im letzteren schmale Fäden, die ganz weiss, lichtbrechend erscheinen, von anderen Unterschieden abgesehen. Eine wichtige bisher kaum berührte Seite der Wachsthums-Physiologie bietet sich hier der Forschung dar.

Wie nun auch das Wachsthum des Myceliums im einzelnen verläuft und variirt, es geht bei Gegenwart gut ernährender Substanzen ununterbrochen fort. Der Uebergang zu einer der Fortpflanzungsarten kann nur erreicht werden, wenn die von aussen gebotene Nahrungssubstanz eine wesentliche Veränderung erfährt. Bezeichnet man die für das Wachsthum am besten geeigneten Ernährungsbedingungen als die eigentlich normalen, so muss man sagen, dass für das Eintreten der Fortpflanzung eine Verminderung der Ernährung oder eine Art Nahrungsmangel nothwendig ist. Ich habe schon an anderen Stellen hervorgehoben, wie dieser vielfach gebrauchte Ausdruck mehrdeutig ist und er stets eine Erklärung für jeden einzelnen Fall bedarf, in welchem Sinne er gemeint ist. Alle drei Fortpflanzungsarten von *Saprolegnia*, Sporangien, Oogonien, Gemmen werden durch Nahrungsmangel veranlasst, und doch hängt jede von anderen Ernährungsbedingungen ab. Bei jeder Fortpflanzung muss der Nahrungsmangel in anderer Weise wirksam sein, wie die weitere Betrachtung erweisen wird.

Die Veränderung der Ernährung kann eine lebhafte Fortpflanzung bei *Saprolegnia* nur dann hervorrufen, wenn das vegetative Mycelium vorher selbst gut ernährt ist. Das gilt besonders für die Sporangien- und Oogonienbildung weniger für die Gemmenbildung. In allen Versuchen über die beiden ersten Processe hat der Ernährungszustand des Myceliums eine gewisse Bedeutung, weil von ihm die Fähigkeit abhängt, auf die Veränderungen der Ernährung in der Aussenwelt mit der Bildung der Fortpflanzungsorgane zu antworten. Allerdings lässt sich nicht genauer angeben, worin dieser Zustand im einzelnen besteht, man weiss nur auf welche Weise er sicher zu erreichen ist, da z. B. eine Ernährung mit Eiweissstoffen und den nöthigen Salzen ihn stets herbeiführt. Die von aussen aufgenommenen Nährstoffe erfahren höchst wahrscheinlich in dem lebenden Pilzplasma bestimmte chemische Veränderungen, durch die sie in eine für den Lebensprocess direct verwendbare Form umgewandelt werden. Dieses Nährplasma wird bei lebhafter Ernährung theils zur Athmung, zum Wachsthum des Myceliums gebraucht, theils aufgespeichert, so dass es für die Fortpflanzungsprocesse zur Verfügung steht, wenn diese ihren Anfang nehmen. Denn ein Stück vorher kräftig ernährten Myceliums hat alle Materialien in sich, die für die Sporangien- oder Oogonienbildung nöthig sind. Die beiden Arten der Fortpflanzung unterscheiden sich durch verschieden grosse Ansprüche an das Nährplasma sowohl was die Quantität als die Qualität betrifft. Die Oogonienbildung verlangt eine grössere Menge und eine etwas andersartige Beschaffenheit des Nährplasmas als die Sporangienbildung, was mit den verwickelteren Bildungsvorgängen, mit der Ausrüstung der Oosporen als Dauersporen zusammenhängt. Wir wollen aber zunächst annehmen, dass das Mycelium für beide Fortpflanzungsprocesse gleich gut geeignet ist. Wir können folgende Charakteristik der physiologischen Bedingungen für jede der beiden Fortpflanzungsarten geben.

Die Sporangienbildung tritt ein, wenn die wachsenden Hyphenenden eines Myceliums in ihrer nächsten Umgebung von einem Mangel der wesentlichen Nährstoffe, besonders des Stickstoffs und Kohlenstoffs betroffen werden. Ein solcher Mangel kann erfolgen:

1. durch Versetzung eines Myceliums in reines Wasser oder in die Lösung beliebiger Stoffe, die keinen oder nur geringen Nährwerth haben und bei der angewandten Concentration unschädlich sind,

2. durch Verarbeitung der Nährstoffe von Seiten des Myceliums selbst, vorausgesetzt dass die Nährlösung von vornherein verdünnt ist,

3. durch Auswachsen der Hyphen von einem festen Nährsubstrat in die nahrungsarme Umgebung.

Theoretisch am wichtigsten ist der zweite Fall der Sporangienentstehung, weil bei ihm anscheinend ohne äussere Veränderung der Process erregt wird. Bei zahlreichen Pflanzen, niederen wie höheren, beobachten wir Fortpflanzungserscheinungen, die als Resultat einer inneren Entwickelung erscheinen, weil während des Bildungsprocesses die Aussenwelt bei flüchtiger Beobachtung unverändert zu sein scheint. In Wirklichkeit hat sich aber die Aussenwelt für den Organismus wesentlich verändert, da er durch sein Leben selbst die Umgebung in bestimmter Weise verändert hat. Diese Veränderung wirkt dann auf den Organismus zurück und veranlasst ihn zu bestimmten Reactionen. In dem speciellen Fall von *Saprolegnia* lässt sich diese Veränderung genauer nachweisen; sie besteht in der Verminderung der Concentration eines wesentlichen organischen Nährstoffes bis zu einem gewissen Minimum, von dem ab jede weitere Verdünnung die Sporangienbildung immer lebhafter erregt. Den höchsten Grad erreicht diese, wenn der Nährstoff plötzlich und dabei völlig entfernt wird. Das Concentrationsminimum hängt von dem Nährwerth ab, den die betreffende Substanz für das Leben der Pilze besitzt und liegt um so tiefer, je höher der Nährwerth ist. Es liegt z. B. bei 0,005 % Pepton, 0,01 % Hämoglobin, 0,05 % Leucin, 0,1 % Asparaginsäure, 0,5 % Asparagin, 0,8 % Traubenzucker. Wir haben hier eine nach abnehmendem Nährwerth geordnete Reihe. Das Minimum ist kein ganz constanter Werth, sondern es verändert sich bald in positivem bald in negativem Sinne, weil auch der augenblickliche Ernährungszustand des Myceliums von Einfluss ist. Für die Auslösung des Bildungsprocesses ist es unwesentlich, ob, abgesehen von den wachsenden Enden, das übrige Mycelium nur von aufgespeicherten Nährstoffen lebt oder fortdauernd weiter ernährt wird, wie bei dem Wachsthum in festen Nährsubstraten.

Die Oogonienbildung tritt ein, wenn ein Mycelium in seinem ganzen Umfange von einer allmählichen Verminderung der Nahrung betroffen wird. Diese Nahrungsabnahme kann in verschiedener Weise erreicht werden, nur dass die Bedingungen, wenn möglich,

so zu wählen sind, dass die Sporangienbildung mehr oder weniger ausgeschlossen ist. Dieses gelingt:

1. durch Versetzung des Myceliums in eine reine Agar-Agar-Gallerte,

2. durch Kultur des Myceliums in guten Nahrlösungen, deren Concentration so hoch genommen wird, dass sie in den ersten Tagen keine Sporangienbildung erlaubt, wie z. B. in 0,05 oder 0,1 % Hämoglobin, 0,1 % Leucin etc.

In solchen Lösungen wird durch das lebende, wachsende Mycelium ebenfalls die ursprünglich vorhandene Concentration allmählich vermindert, und diese Verminderung wird, so wie sie ein gewisses Minimum erreicht, zum nächsten Anlass für die Oogonienbildung. Wenn sich auch das Concentrationsminimum nicht genauer angeben lässt, so folgt doch sicher aus den Versuchen, dass es bei jeder organischen Nährsubstanz für die Oogonienbildung höher liegt als für die Sporangienbildung. Hierin offenbart sich ein charakteristischer Unterschied der beiden Fortpflanzungsarten, deren auslösende Reize der gleichen Kategorie angehören. Als weiterer Unterschied kommt der verschiedene Grad der Abhängigkeit von der Qualität der Nährstoffe hinzu. Für lebhafte Sporangienbildung muss das Mycelium, wie wir wissen, gut ernährt sein, aber es kommt nicht so wesentlich darauf an, in welcher Weise und mit welchen Nährstoffen die Ernährung besorgt wird. Für die Oogonienbildung spielt dagegen der chemische Charakter der Nährsubstanzen eine wichtige Rolle, wie der Vergleich dreier Körper zeigt, die alle lebhaft das Wachsthum des Myceliums unterstützen und es zur Sporangienbildung fähig machen. Die verschiedene Wirkung von Hämoglobin, saurem äpfelsaurem Ammon und Leucin auf die Oogonienbildung äussert sich am klarsten, wenn man den Zeitpunkt bestimmt, in welchem ein gleich grosses und vorher gleich gut ernährtes Mycelium in 20 ccm Lösung der Substanzen junge Oogonien entwickelt. Die Concentration ist für jede so gewählt worden, dass sie um 0,05 % das Concentrationsminimum für die Sporangienbildung überschreitet; ausserdem ist jeder Lösung die gleiche Menge von 0,1 % Trikaliumphosphat zugesetzt. Die jungen Oogonien zeigen sich in

0,05 % Hämoglobin nach	1 1/2	Tagen
0,05 % saurem äpfelsaurem Ammon nach	2 1/2	„
0,1 % Leucin nach	3 1/2	„

Die Menge der erzeugten Oogonien ist in Hämoglobin am grössten, bei den beiden anderen Substanzen geringer. Auch die specifisch fördernde Wirkung, die der reichliche Zusatz von Phosphaten auf die Oogonienbildung ausübt, zeigt die grosse Bedeutung, die der Qualität der Nährstoffe für diesen Process zum Unterschiede von der Sporangienbildung zukommt. Zugleich lehren alle diese Erfahrungen, wie vorsichtig man in der Verwendung des Ausdruckes „Nahrungsmangel" als Erklärungsgrund für das Auftreten der Geschlechtsorgane sein muss. Nur dann, wenn die Ernährung der Quantität wie Qualität nach eine besonders günstige gewesen ist, kann eine Verminderung der organischen Nährsubstanz als auslösender Reiz der Oogonienbildung wirken. In dem besonderen Falle des Wachsthums in festen Nährsubstraten wird die Verminderung der Nahrung zuerst von dem im Substrat lebenden Mycelium und dann von den ausserhalb befindlichen Theilen bemerkt.

In den bisherigen Betrachtungen ist noch keine Rücksicht auf die männlichen Organe, die Antheridien, genommen worden, an die sich gerade bei den Saprolegnieen sehr interessante Fragen knüpfen. Ihre Entstehung ist ebenfalls an äussere Bedingungen gebunden; sie können ganz unterdrückt werden, wie z. B. in den reinen Lösungen von Hämoglobin, saurem äpfelsaurem Ammon und Leucin; sie können bei einem Theil der Oogonien hervorgerufen werden, wenn diesen Substanzen Phosphate zugefügt werden. Höchst wahrscheinlich bewirken die äusseren Bedingungen nur indirect die Entstehung der Antheridien, die, wie de Bary zuerst vermuthet hat, direct von den Oogonien aus veranlasst wird. Wir haben hier den sehr lehrreichen Fall, dem sich zahlreiche andere Beispiele bei Pflanzen anreihen, dass die nächste Veranlassung eines Entwickelungsprocesses von einem anderen Theile des lebenden Organismus ausgeht. Dieser Theil wird aber zu seiner Wirkung erst durch den Einfluss bestimmter äusserer Bedingungen befähigt. Die Reizwirkung auf die Entstehung der Antheridien vermögen die Oogonien nur auszuüben, wenn sie eine genügende Menge organischer Nährsubstanzen besitzen und zugleich reichliche Mengen gewisser Phosphate zur Verfügung haben. Die eigentliche Function des Oogoniums Dauersporen zu bilden, hängt nun merkwürdigerweise gar nicht davon ab, ob es diese Reizwirkung ausübt oder nicht, d. h. ob Antheridien an ihm vorhanden sind oder fehlen.

Die Thatsache, dass *Saprolegnia*-Arten im Stande sind, Oosporen ohne Befruchtung auszubilden, ist zuerst von Pringsheim (74, p. 192)

nachgewiesen worden; sie hat besondere Bedeutung gewonnen, nachdem de Bary die grosse Verbreitung einer solchen parthenogenetischen Entwickelung bei der Familie dargelegt hat. Nach de Bary kommt es nicht einmal zur Befruchtung bei solchen Arten, welche Antheridien bilden mit in das Oogonium eindringenden Befruchtungsschläuchen. Diese Behauptung de Bary's scheint nun doch unrichtig zu sein, da Trow (95) bei einer Reihe Arten, darunter auch *Sapr. mixta*, eine Befruchtung sehr wahrscheinlich gemacht hat. Trow beruft sich vor allem darauf, dass die jungen Eizellen ausnahmslos einkernig sind, dass dagegen nach Bildung der Befruchtungsschläuche die mit Membranen versehenen Oosporen stets zwei Kerne besitzen, von denen der eine aus dem Befruchtungsschlauch stammt. Eine weitere Bestätigung dieser Auffassung ergiebt sich aus dem Studium der antheridienfreien *Sapr. Thureti*, deren junge Oosporen nur einkernig sind. In seiner neuesten Arbeit (99) über *Achlya americana* konnte Trow die Einwände Hartogs (96 p. 98), der nach seinen Beobachtungen die Befruchtung leugnet, beseitigen und seine früheren Angaben bestätigen. Es gelang ihm bei *Achlya* auch die Verschmelzung der beiden Zellkerne in den Oosporen nachzuweisen. Wir haben demnach mit der Thatsache zu rechnen, dass bei *Sapr. mixta* die Oosporen entweder durch Befruchtung oder ohne eine solche entstehen können. Die Befruchtung ist nur facultativ, eine Thatsache, die nicht weiter überraschend ist, da sie auch bei anderen niederen Organismen *Sporodinia*, *Protosiphon*, *Spirogyra*, *Draparnaldia* etc. von mir nachgewiesen worden ist.

Doch besteht ein wichtiger Unterschied zwischen *Saprolegnia* und den genannten Thallophyten; bei den letzteren können sich die beiden der Verschmelzung fähigen Geschlechtszellen in gleicher Weise parthenogenetisch entwickeln, während bei *Saprolegnia* diese Fähigkeit mit der Differencirung der Geschlechter nur noch den weiblichen Zellen zukommt. Ferner macht es den Eindruck, als wenn in der That, wie de Bary behauptet, eine gewisse Tendenz bei den Saprolegnieen vorherrscht den Befruchtungsprocess zu beseitigen und die rein ungeschlechtliche Bildung der Oosporen mehr und mehr anzubahnen. Anscheinend sind die befruchteten und die parthenogenetischen Oosporen vollkommen gleich; der Unterschied in der Grösse, der bei den Conjugaten u. a. hervortritt, fällt bei *Saprolegnia* so gut wie fort. Auch die Angabe Pringsheim's, nach der die parthenogenetischen Oosporen früher keimen sollten als die

befruchteten hat sich bei den Untersuchungen de Bary's nicht bestätigt. Trotzdem darf man nicht so weit gehen die Befruchtung sei es hier bei *Saprolegnia* oder bei *Sporodinia* etc. für ganz nebensächlich zu halten. Der Uebertritt des männlichen Plasmas und Zellkernes in die Eizelle und ihre Verschmelzung können unmöglich ohne Wirkung bleiben. Vergleichende Studien über das weitere Leben der aus Oosporen mit und ohne Befruchtung entstandenen Individuen können hierüber allein Aufschluss geben. Es wäre doch sehr möglich, dass der aus den befruchteten Eiern entstammende Thallus sich in allen Beziehungen lebenskräftiger erweisen würde als der aus unbefruchteten entstandene.

Die dritte Form der Fortpflanzung von *Saprolegnia*, die Gemmenbildung, bietet geringeres Interesse dar als die beiden höheren Fruchtformen. Denn die Gemmen sind weder morphologisch noch physiologisch scharf charakterisirt und von einheitlichem Charakter. Auch sie werden durch Nahrungsmangel hervorgerufen, aber zum Unterschiede von Sporangien und Gemmen nur unter solchen Umständen, die nicht die Ausbildung dieser beiden höheren Organe gestatten. Daher werden theils Sporangien, theils Oogonienanlagen zu Gemmen; theils entstehen diese auch aus beliebigen Hyphentheilen, die sehr ungünstigen Ernährungsbedingungen ausgesetzt sind. Die Bedingungen, die zur Gemmenbildung führen, können darin bestehen, dass die Quantität und Qualität der Nährsubstanzen für die Ausbildung der andern Fruchtformen nicht ausreichen, oder dass Beimengungen von Substanzen mit besonderen physikalischen oder chemischen Eigenschaften hemmend einwirken, oder dass höhere Temperatur weder Sporangien- noch Oogonienbildung erlaubt. So erscheint die Gemmenbildung als letzte Lebensreaction des Pilzes im Kampf mit der sein Leben bedrohenden Ungunst äusserer Umstände. Sowie allgemeine Gemmenbildung am Mycelium eintritt, hört jedes Wachsthum auf. Man könnte hier bei den Gemmen viel mehr als bei den Sporangien oder Oogonien daran denken, den Stillstand des Wachsthums als die eigentliche Ursache des Bildungsprocesses anzunehmen. Aber diese Auffassung würde nicht den Thatsachen entsprechen. Der Nahrungsmangel bewirkt bestimmte Veränderungen im Plasma der Pilzhyphen, die neben anderen Folgen auch das Aufhören des Wachsthums bedingen. Denn an und für sich kann Wachsthum unter allen jenen Bedingungen, die die Gemmenbildung veranlassen, noch vor sich gehen; es ist derjenige Lebensprocess, der im Vergleich mit den Fortpflanzungsprocessen am

unempfindlichsten gegenüber den äusseren Einflüssen ist. Noch bei einer Temperatur, die die Gemmenbildung unmöglich macht, kann etwas Wachsthum stattfinden; noch viel deutlicher ist es der Fall in Nährlösungen, deren Concentration die Gemmenbildung verhindert, wie z. B. Kalisalpeter von 1—2% mit Erbsen. Auch gegenüber schädlich wirkenden Substanzen wie Säuren und Alkalien, den Stoffwechselproducten des Pilzes oder von Bakterien, vermag das Wachsthum noch in Function zu treten, während jede Fortpflanzung ausgeschlossen ist. Daraus entnehmen wir die wichtige Folgerung: es besteht keine nothwendige Correlation zwischen Wachsthum und Fortpflanzung, sodass die letztere eintritt, wenn das erstere beschränkt oder gehemmt ist. Vielmehr beruhen Wachsthum und Fortpflanzung auf verschiedenartigen physiologischen Bedingungen, und am deutlichsten zeigt sich der Unterschied in dem Verhältniss der beiden Lebensfunctionen zur Aussenwelt.

Der letzte Punkt, den ich hier berühren möchte, betrifft die Frage, welchen Einfluss die Versuche mit *Sapr. mixta* auf die Auffassung ihres Species-Charakters hat. Nach de Bary (88, p. 9), der die Art aus der *Ferax*-Gruppe ausgeschieden hat, fehlen ihr eigentlich irgendwie charakteristische Merkmale; sie ist von den benachbarten Arten *monoica* und *Thureti* „nur dadurch verschieden, dass ihre Merkmale ein Gemenge von jenen der beiden anderen darstellen." Der einzige auffallende Charakter liegt in der Zahl der Antheridien, die ungefähr bei der Hälfte der vorhandenen Oogonien auftreten. Nach den Versuchen ist dieser Charakter sehr variabel, da er direct von bestimmten Ernährungsbedingungen abhängt. Ohne Schwierigkeit lässt sich eine Form erhalten, die vollkommen der Diagnose von *Thureti* entspricht. Sehr wahrscheinlich werden sich auch noch Bedingungen ausfindig machen, unter denen die Mehrzahl der Oogonien wie bei *Sapr. monoica* Antheridien trägt. Aus der Schwierigkeit oder Unmöglichkeit, bestimmte morphologische Merkmale der drei in Frage stehenden Species aufzufinden, folgt aber in keiner Weise, dass es sich hier nicht um richtige Arten handelt. In Jahre lang durchgeführten sorgfältigen Kulturen de Bary's haben sich die drei Species unter annähernd gleichen Bedingungen constant erhalten. Bei voller Anerkennung dieser Thatsachen muss aber doch betont werden, dass die systematische Bearbeitung der Saprolegnieen, wie sie von de Bary geliefert worden ist, eine wesentliche und nothwendige Ergänzung bedarf. Die blosse Kenntniss der morphologischen Merkmale genügt nicht mehr. Für

jeden Lebensprocess des Pilzes, der mit sichtbaren Formveränderungen verknüpft ist, sollten vielmehr die für ihn nothwendigen physiologischen Bedingungen bestimmt werden. Sehr wahrscheinlich werden die verschiedenen Saprolegnieen im Princip ein ähnliches Verhalten zur Aussenwelt darbieten wie die von mir untersuchte *mixta*. Aber ebenso wahrscheinlich werden die Arten in ihrem Verhältniss zu den äusseren Lebensbedingungen eine Menge specifischer Verschiedenheiten darbieten, sowie man genauer dieses Verhältniss erforscht. Dazu kommt noch ein Weiteres; es giebt gar keine morphologischen Charaktere der Species, die allgemein constant sind, nicht bei den höheren, geschweige bei solchen Organismen wie den Pilzen, die durch leise Veränderungen in der Aussenwelt beeinflusst werden. Die Merkmale bleiben nur so lange constant, als ihre Bedingungen constant sind und ändern sich bald mehr bald weniger mit den Veränderungen der Bedingungen, die theils direct durch die Aussenwelt, theils vermittelt durch den Einfluss anderer Theile des Organismus hervorgerufen werden. Deshalb erscheint es nothwendig, dass der Variationskreis der wesentlichen Merkmale auf experimentellem Wege festgestellt wird. Auf diesem Wege, der praktisch ausführbar ist, lässt sich eine wissenschaftliche Erkenntniss dessen, was wir eine Species nennen, anbahnen. Anders steht es mit der Frage, ob es möglich sein wird, den Species-Charakter so zu verändern, dass diese Veränderung auf die Nachkommen vererbt wird, und dadurch neue Varietäten hervorzurufen. Bisher fehlt jede experimentelle Methode, erworbene Eigenschaften zu vererblichen zu machen; alle Kulturerfahrungen bei den verschiedensten Organismen rücken diese Möglichkeit in weite Ferne.

Literatur-Verzeichniss.

60 Bary, A. de. Einige neue Saprolegnieen. Jahrb. f. wiss. Botanik, II, 1860.

81 — —. Untersuchungen über die Peronosporeen und Saprolegnieen. Abh. Senckenberg. Gesell. XII, 1881.

84 — —. Vergleichende Morphol. und Biol. der Pilze. Leipzig 1884.

88 — —. Species der Saprolegnieen. Botan. Zeitung 1888, Sep.-Ab.

95 Benecke, G. Die zur Ernährung der Schimmelpilze nothwendigen Metalle. Jahrb. f. wiss. Botanik, XXVII, 1895.

72 Cornu, M. Monographie des Saprolegniées. Ann. des Sc. nat., 5. Sér., T. 15, 1872.

92 Fischer, Al. *Phycomycetes* in Rabenhorst's Kryptogamenflora. 2. Aufl., Bd. I, Ab. IV, 1892.

96 Hartog, M. The Cytology of *Saprolegnia*. Ann. of Botany, X, 1896.

77 Hoppe-Seyler, F. Weitere Mittheilungen über die Eigenschaften des Hämoglobins. Zeitschr. f. physiol. Chemie, I, 1877—78.

82 Hüfner, G. und Otto, J. Ueber crystallisirtes Methämoglobin. Zeitschr. f. physiol. Chemie, VII, 1882/83.

96 Klebs, G. Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.

98 — —. Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze I. Jahrb. f. wiss. Botanik, XXXII, 1898.

93 Loew, O. Ein natürliches System der Giftwirkung. München 1893.

88 Maupas, E. Recherches expérimentales sur la multiplication des infusoires ciliés. Arch. de Zool. expér. Vol. VI, 1888.

94 Maurizio, A. Zur Entwickelungsgeschichte und Systematik der Saprolegnieen. Flora 1894.

95 — —. Die Wasserpilze als Parasiten der Fische. Zeitschr. f. Fischerei 1895.

96 a — —. Studien über Saprolegnieen. Flora 1896.

96 b — —. Die Sporangienanlage der Gattung *Saprolegnia*. Jahrb. f. wiss. Botanik, XXIX, 1896.

79 Nägeli, C. Ernährung der niederen Pilze durch Kohlenstoff- und Stickstoff-Verbindungen. 1879. Botan. Mittheil., Bd. III.

84 Pfeffer, W. Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Tübinger Untersuchung I, 1884.

97 — —. Pflanzenphysiologie, Bd. I. Stoffwechsel, 2. Auflage. Leipzig 1897.

58 Pringsheim, N. Beiträge zur Morphologie etc. der Algen II, Saprolegnieen. Jahrb. f. wiss. Botanik, I, 1858.

60 — —. Nachträge zur Morphologie der Saprolegnieen. Ebenda, II, 1860.

74 — —. Weitere Nachträge zur Morphologie der Saprolegnieen. Ebenda, IX, 1874.

77 — —. Ueber Sprossung der Moosfrüchte und den Generationswechsel. Ebenda, XI, 1877.

96 Raciborski. Ueber den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Wachsthumsweise von *Basidiobolus*. Flora 1896.

88 Rothert, W. Die Entwickelung der Sporangien bei den Saprolegnieen. Cohn's Beitr. z. Biol., V, 1888.

95 Trow, A. H. The Karyology of *Saprolegnia*. Ann. of Botany, IX, 1895.

99 — — Observations on the Biology and Cytology of a new variety of *Achlya americana*. Ebenda, XIII, 1899.

Centrifugales Dickenwachsthum der Membran
und
extramembranöses Plasma.

Von

F. Schütt.

Mit Tafel VI, VII, VIII.

Einleitung.

Die pflanzlichen Zellmembranen bilden in den ersten Stadien ihres Entstehens ganz dünne Cellulosehäutchen, die erst durch nachträgliches Dickenwachsthum den Zustand erreichen, den sie in den Dauergeweben besitzen. Gewöhnlich werden zwei Formen dieses Dickenwachsthums unterschieden: das centripetale, bei dem der äussere Umriss der Zelle erhalten bleibt, und die Verdickungsschichten in steter Berührung mit dem Plasma nach innen hineinwachsen, und das centrifugale, bei dem die ursprüngliche Membranlamelle an ihrer Stelle, in Verbindung mit der Plasmahautschicht bleibt, während die Verdickungsschichten nach aussen hinauswachsen.

Die beiden zur Erklärung des Dickenwachsthums gemachten Hypothesen, die Intussusceptionstheorie und die Appositionstheorie, kämpfen seit Jahrzehnten miteinander, ohne dass bis jetzt einer von beiden der Sieg definitiv zugesprochen werden könnte.

Das centripetale Dickenwachsthum ist im Pflanzenreich ganz ausserordentlich verbreitet, während das centrifugale verhältnissmässig selten ist. Dies ist vielleicht zum Theil der Grund, warum man bei den Erklärungsversuchen des Membranwachsthums fast ausschliesslich auf das centripetale Wachsthum Rücksicht genommen hat, während das centrifugale nur wenig berüchsichtigt wurde; zum Theil aber beruht dies wohl auch auf der Schwierigkeit gerade

der Erklärung des centrifugalen Wachsthums, welches beiden Theorien grosse Schwierigkeiten bereitet.

Das centrifugale Dickenwachsthum galt längere Zeit für eine Hauptstütze der Intussusceptionstheorie, nicht etwa, weil diese alle Erscheinungen jener Wachsthumsform in besonders befriedigender Weise erklärte, als vielmehr, weil dasselbe sich mit der Annahme des Wachsthums durch Apposition gar nicht zu vertragen schien.

Gegen diese Stütze richtete Strasburger[1]) seine Angriffe und raubte ihr einen grossen Theil ihrer Beweiskraft, indem er für eine gewisse Gruppe von Fällen centrifugalen Dickenwachsthums die Appositionsthätigkeit nachwies. Die Stacheln und Höcker an den Pollenkörnern, deren Entstehung man bisher nur auf Intussusception zurückführen zu können glaubte, entstehen nach Strasburger's Untersuchungen (l. c. 1882, p. 86) nicht aus dem Plasma der Pollenzellen selbst, sondern dieses erzeugt nur die Intine, während das die centrifugalen Wandverdickungen enthaltende Perinium durch Anlagerung von Substanzen aus den die Pollenzellen umhüllenden Tapetenzellen an die glatte primäre Zellwand entsteht. Auch für die Sporen von *Lycopodium*, *Osmunda*, *Equisetum*, *Marsilia* und *Salvinia* stellte Strasburger fest, dass die äussere Hülle, das Epispor oder Perinium, von dem Plasma der Tapetenzellen aufgesetzt wird.

Nach Leitgeb[2]) hat die Spore von Lebermoosen ausser den sporeneigenen Häuten noch ein Perinium, welches centrifugale Wandverdickungen zeigt. Es soll hier nicht wie bei den Pollenkörnern aus dem Periplasma aufgelagert werden, sondern durch Cuticularisirung der inneren Schicht der Specialmutterzellen entstehen. Die äussere Skulptur der Membran soll wesentlich dadurch bedingt sein, dass das Protoplasma der Sporenmutterzellen eine kammerige Structur besitzt, und dass in die peripherischen Kammern papillenförmige Verdickungen der Mutterzellmembran hineinragen. Auch hier also findet kein eigentliches centrifugales Dickenwachsthum durch Ausscheidung vom Cytoplasma der Sporenzellen selbst statt, sondern eine Auflagerung von aussen. Das Gleiche

---

1) Ed. Strasburger, Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute. Jena 1882.

2) „Ueber den Bau und die Entwickelung einiger Sporen", Berichte der D. botan. Gesellsch., Bd. I, p. 246 u. f., und „Ueber Bau und Entwickelung der Sporenhäute und deren Verhalten bei der Keimung." Graz 1884.

macht er auch für die Sporenmembran einiger Laubmoose, von *Osmunda*, *Equisetum* und *Lycopodium* wahrscheinlich.

Die Höckerbildungen auf Pflanzenhaaren, die ein weiteres Beispiel für centrifugale Wandverdickung abgeben, hatte Strasburger schon in einigen Fällen auf Apposition zurückgeführt; Schenck[1]) setzte Strasburger's Untersuchungen weiter fort, und kam zu Resultaten, die alle mit der Appositionstheorie in Einklang zu bringen sind. Er stellte folgende 4 Typen auf: 1. Höckerbildung durch Ausbuchtung der primären Zellwandung und nachherige Ausfüllung der hohlen Buchten. 2. Bildung von Höckern und Leisten als locale Verdickungen oder Falten der Cuticula. Höcker finden sich auf den Haaren sehr vieler Pflanzen. Leisten allein auf Epidermen, besonders fast sämmtlichen Blumenblattepidermen. In der Jugend ist die Membran stets glatt. Die Entstehung der Höcker und Leisten wird durch die locale resp. durchgängige chemische Metamorphose der äusseren Zellwandschichten erklärt, unter Zuhülfenahme der Hypothese Strasburgers, dass die Cuticularisirung mit Volumenvergrösserung verbunden ist. 3. Bildung von Höckern durch Auftreten einer Secretsubstanz zwischen Cuticula und Celluloseschichten. Diese Gebilde finden sich ebenfalls bei vielen Haaren, namentlich von Cruciferen. Das Secret tritt entweder nach Bildung der Verdickungsschichten auf und hebt die vorher glatte Cuticula höckerförmig ab, oder die Ausbuchtungen der letzteren sind von Anfang an vorhanden, oder die später gebildeten Celluloseschichten ziehen glatt darunter weg, die Höckerlumina freilassend. Ob die Höckersubstanz durch Metamorphose der Membran entsteht, oder fertig von dem Protoplasma aus vordringt, lässt Schenck unentschieden; vorgebildete Tropfen derselben im Plasma konnte er nicht auffinden. 4. Bildung von Höckern durch Anlagerung von Krystallen von oxalsaurem Kalk an die Innenfläche der primären Wandung und nachheriges Einschliessen der ausgebildeten Krystalle durch Celluloseschichten.

Wandverdickung einzelliger Pflanzen. Haben die erwähnten Untersuchungen von Strasburger, Leitgeb, Schenck u. A. für eine Anzahl von Fällen eine befriedigende Erklärung gegeben, so stehen die schwierigsten Fälle des centrifugalen Wachs-

---

1) H. Schenck, Untersuchungen über die Bildung von centrifugalen Wandverdickungen an Pflanzenhaaren und Epidermen. Inauguraldissertation. Bonn 1884. Vergl. Just's Jahresber. 1884, p. 232.

thums, die Membranen der Einzelligen, noch aus. Nach Strasburger's und Leitgeb's Angaben sind die centrifugalen Wandverdickungen der Sporen als Producte von zwei Zellen aufgeklärt. Als pluricelluläre Bildungen werden sie aber überhaupt aus dem Rahmen der eigentlichen centrifugalen Wandverdickungen hinausgerückt. Es giebt aber centrifugale Wandverdickungen, die unzweifelhaft unicelluläre Bildungen sind, und dennoch centrifugal entstehen, und dazu noch complicirter und dabei nicht minder regelmässig gebildet sind, wie die der Sporen. Es sind dies die Membranen bei mehreren Gruppen einzelliger Algen, insbesondere der Desmidiaceen, der Diatomeen und der Peridineen.

Die Entstehung der centrifugalen Wandverdickung der Einzelligen schien bisher ausschliesslich durch Intussusception möglich, mit der Appositionstheorie dagegen unvereinbar zu sein. Selbst Strasburger citirt in seinem grundlegenden Werk nur Otto Müller's Beschreibung der centrifugalen Wandverdickungen einiger Diatomeen, ohne sich selbst in eine Erklärung dieses Wachsthumsprocesses einzulassen. Otto Müller[1]) hatte seiner Zeit für dieselben Objecte Intussusception angenommen, freilich ohne die Mechanik dieses Vorganges in befriedigender Weise aufzuklären.

Meine Beschäftigung mit einzelligen Algen führte mich zur Nachprüfung der Frage, ob bei den Membranen der Desmidiaceen, der Diatomeen und der Peridineen Wachsthum durch Intussusception oder durch Apposition anzunehmen sei. Ich kam dabei zu der Ansicht, dass weder die eine noch die andere Theorie in ihrer jetzigen Form den Schlüssel zur Lösung der Frage bietet. Von den drei erwähnten Gruppen besitzen die Peridineen vielleicht die mannigfachsten und complicirtesten Verhältnisse des Membranwachsthums, bei ihnen ist darum auch die Schwierigkeit der Erklärung am grössten, aber gerade sie gaben mir auch den Schlüssel zur Lösung an die Hand; ich mache deshalb mit der Besprechung dieser Gruppe den Anfang.

---

1) Otto Müller, Ueber den feineren Bau der Zellwand der Bacillariaceen (Archiv f. Anatomie u. Physiol., 1871, p. 635).

Peridineen.

Membran.

Die Substanz der Membran besteht aus Cellulose, wie die Violettblaufärbung mit Chlorzinkjod und die Blaufärbung mit Jod und Schwefelsäure anzeigt. Kieselsäure ist nicht oder doch nicht in nennenswerthem Maasse eingelagert, sonst würden sie nicht, wie sie es wirklich thun, beim Glühen auf dem Deckglas ohne Rückstand verbrennen.

Die Structurverhältnisse der Peridineenmembran habe ich schon früher in meinen „Studien über die Zelle der Peridineen"[1]) einer zusammenfassenden Betrachtung unterzogen und in den Tafeln zu diesem Werk ein reichliches Demonstrationsmaterial niedergelegt; ich kann mich deshalb hier, unter Hinweis auf mein früheres Werk, in allen Detailfragen kurz fassen.

An der Membran sind principiell zu unterscheiden die Grundlamelle und die Verdickungsschichten. Die Grundlamelle liegt unmittelbar dem Plasmakörper an, sie wird, wie ich bei der Zelltheilung von Ceratien und bei der Sporenbildung von Peridinien erkennen konnte, als ganz dünne Membran ausgeschieden. Die Verdickungschichten lagern sich auf der Aussenseite centrifugal auf. Ob nicht ausser dem centrifugalen Wachsthum noch ein centripetales sich findet, muss ich noch unentschieden lassen.

Gleichmässiges über die ganze Membranfläche ausgedehntes Dickenwachsthum dürfte wohl hier wie bei den übrigen Gruppen des Pflanzenreichs die Regel sein. In manchen Fällen ist die Grundmembran auch im Dauerzustand so dünn, dass man zweifelhaft sein kann, ob hier überhaupt eine nachträgliche Verdickung des ursprünglich sehr feinen Häutchens stattgefunden hat, doch glaube ich, dass auch in den extrem dünnen Fällen die Membran schon ein Product nachträglicher Verdickung ist. In diesen Fällen ist die Membrandicke so gering, dass sie selbst bei starker Vergrösserung nur eben als doppelt contourirte Membran erkennbar ist. In anderen Fällen habe ich Membrandicken bis zu 5 μ gemessen.

---

1) Die Peridineen der Plankton-Expedition. Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung. Bd. IV, M. a. A.

Schichtung. Starke, gleichmässig dicke Membranen lassen bisweilen recht deutlich eine der Oberfläche parallele Schichtung erkennen (vgl. Fig. 6, Taf. VI). Wenn nicht schon die grössere Dicke an sich, und die Beobachtung, dass bei den jungen Membranen nachweislich nach der Sporenbildung und nach der Zelltheilung stets ganz dünne Membranen gefunden werden, dafür sprächen, so würde diese Schichtung allein schon beweisen, dass auch die Membranen von gleichmässiger Dicke Producte nachträglicher Verdickung sind.

Wenn centripetales Dickenwachsthum bei den Peridineen vorkommt, so dürfte es bei den gleichmässig verdickten Membranen zu suchen sein. Es ist wahrscheinlich, oder es ist wenigstens möglich, dass die gleichmässig verdickten Membranen hier in derselben Weise zu Stande kommen, wie bei dem Gros der Pflanzen; die Erklärung desselben bietet also keine die Peridineen speciell treffenden Schwierigkeiten.

Localisirtes Dickenwachsthum. Flächenverdickung. Den Uebergang vom gleichmässigen zum lokalisirten Dickenwachsthum bilden diejenigen Fälle, bei denen ein stärkeres Dickenwachsthum nur an bestimmten Stellen der Membran stattfindet, doch so, dass diese Stellen über grössere Strecken ausgedehnt sind. Beispiel: Fig. 10 und 6, Taf. VI. Die verdickten Stellen gehen meist allmählich in die weniger verdickten über. Die Erklärung dieser Verdickungsform bietet nicht mehr Schwierigkeit als die der gleichmässigen Verdickung.

Scharf begrenztes Dickenwachsthum. Viel schwieriger zu erklären und darum von viel grösserem Interesse für die Theorie des Wachsthums ist das in tangentialer Richtung scharf begrenzte Dickenwachsthum, von dem fast jede Peridineenzelle Beispiele aufweisen kann. Die Formen desselben sind mannigfaltig, doch lassen sie sich trotz ihrer Verschiedenheit zwei Grundtypen unterordnen: Stacheln und Leisten.

Stacheln sind kegelförmige Erhebungen auf der Aussenfläche der Membran, während die Leisten mehr wall- oder mauerförmige ebenfalls centrifugal nach aussen sich erhebende Membranverdickungen sind.

Die Stacheln können isolirt auf der Membran stehen, wie z. B. die beiden grossen Endstacheln von Fig. 10, Taf. VI, viel häufiger sind sie jedoch mit Leisten verbunden, so ist z. B. jeder Stachel in Fig. 4, Taf. VI durch Leisten gestützt; in Fig. 5, Taf. VI

sind die Stacheln untereinander durch eine Leiste verbunden. Die Function der isolirten Stacheln ist augenscheinlich die, der Zelle Schutz gegen angreifende Feinde zu geben. In ihrer Verbindung mit den Leisten können sie die Wirkung der letzteren wesentlich unterstützen, während sie ihrerseits von den Leisten wesentlich gestärkt werden.

Auch die Leisten können isolirt stehen; Form und Lagerung lässt dann meist recht augenfällig erkennen, dass ihre Function die von Stützwänden auf der Grundwand ist. Als Beispiel diene Fig. 8, Taf. VI. An der Stelle, wo der Hauptkörper in das lange Vorderhorn übergeht, erheben sich die mit *A B C* bezeichneten kräftigen Leisten.

Gewöhnlich sind die Leisten jedoch zu Systemen vereinigt, z. B. das der parallelen Reihen, wie ich es Fig. 55, 7, Taf. 18 in meinem Peridineenwerk[1]) für *Oxytoxum scolopax* gezeichnet habe. Isolirte Züge verzweigter Leisten mit kurz abgesetzten oder fein auslaufenden Enden finden sich z. B. bei *Ceratium tripos* (vgl. Fig. 9 A—F, Taf. VI); die Grundmembran ist hier schon in der ganzen Fläche verdickt. Die Wirkung dieser allgemeinen Verdickung wird dann noch durch die stellenweise und in meist geschwungenen Linien über die Grundfläche hinlaufenden Wälle bei relativ geringem Verbrauch an Membranbaumaterial bedeutend verstärkt.

Die weiteste Verbreitung und die grösste Mannigfaltigkeit in der Ausbildung zeigen diejenigen Leistensysteme bei denen die Leisten netzartig miteinander verbunden sind. Eine der einfachsten Formen dieser Gruppe findet sich bei *Oxytoxum tesselatum*, wo die Grundmembran durch kräftige Längsleisten gestützt wird, die ihrerseits wieder durch zartere Querleisten, die rechtwinklig zu ersteren verlaufen, verbunden werden[2]). Das gewöhnlichste und am mannigfachsten variirte Netzsystem wird dadurch gebildet, dass immer je drei Leisten unter stumpfen Winkeln in einem Punkt zusammentreten. Dadurch werden kleine polygonale, meist sechseckige, Kammern oder Areolen gebildet, die als Grundfläche die unverdickte oder gleichmässig verdickte Grundmembran benutzen, während die Seitenwände von den Leisten aufgebaut werden (Fig. 18, Taf. VII).

---

1) Studien über die Zelle der Peridineen. Erg. d. Plankton-Exped., Bd. IV. M. a. A.

2) Vergl. Schütt, Studien etc., Taf. 17, Fig. 52.

Eine besondere Form der Verdickung entsteht, wenn die Verdickungsschichten so aufgetragen werden, dass die unverdickten Stellen nicht, wie in dem vorhergenannten Fall, polygonalen sondern kreisförmigen Umriss haben. Stehen diese Kreise dicht gedrängt, so sieht die Membran wie mit Poren bedeckt aus; ich habe dieses Vorkommen[1]) als „Poroiden“ bezeichnet (vgl. Fig. 17, Taf. VI). Ein Uebergang von den Poroiden zu den Sechseckareolen kommt dadurch zu Stande, dass die Verdickungsschichten zwischen den in diesem Fall lockerer angelegten, kreisförmigen, unverdickten Stellen nicht senkrecht emporwachsen, sondern sich derart verjüngen, dass sie schliesslich in parallel begrenzte Wände übergehen[2]).

Auf die weiteren Unregelmässigkeiten, welche die Leistensysteme bei den verschiedenen Arten erleiden, einzugehen, ist mehr Sache der speciellen Betrachtung, und kann hier übergangen werden; doch ist schon hier hinzuweisen auf die Aehnlichkeit dieser Verdickungsformen mit den Verdickungsformen, die wir bei den stark verdickten Gefässpflanzen finden: die Areolen, Kreise und Poroiden entsprechen den Tüpfeln der Gefässpflanzen, deren Schliesshaut von der unverdickten Membranstelle gebildet wird. Der Unterschied besteht wesentlich darin, dass bei den Tüpfeln der Gefässpflanzen die Schliesshaut nach aussen, bei den Peridineen nach innen liegt. Dieser Unterschied hat den schon bekannten entstehungsgeschichtlichen Grund: bei den einen sind sie ein Produkt des centripetalen, bei den andern des centrifugalen Dickenwachsthums.

Wachsthumsvorgang.

Wie kann das localisirte Dickenwachsthum zu Stande kommen?

Der äusserlich sichtbare Vorgang ist ziemlich einfach; Sporenbildung und Zelltheilung geben die besten Aufschlüsse darüber. Bei der Sporenbildung wird die alte Membran abgeworfen, und nach einem Schwärmstadium umgiebt sich die Zelle mit einer neuen ganz zarten Hülle. Bei der Zelltheilung wird der Panzer, vorgebildeten Nähten folgend, in zwei Hälften gesprengt. Der Plasmakörper bleibt zum Theil in der alten Membran stecken, die nackte Plasmafläche ergänzt durch Wachsthum die fehlende Hälfte und umhüllt sie mit einer neuen feinen Membran.

---

1) Schütt, l. c., p. 23.

2) Vergl. Schütt, l. c., Taf. 8, Fig. 33a 2, Taf. 7, Fig. 28, 5.

Das gleichmässige Dickenwachsthum der jungen Membran entzieht sich der directen Beobachtung, aber das localisirte lässt sich verfolgen, da die Leisten als anfangs ganz feine Wälle auf der Grundmembran erscheinen, die nach und nach in die Höhe wachsen.

Der ganze Wachsthumsvorgang vollzieht sich demnach von Anfang an örtlich getrennt von dem Cytoplasma. Anfangs wird die Trennung nur durch die feine Grundmembran bedingt, bei weiterem Wachsthum entfernt sich die wachsende Zone immer weiter von der mit dem Cytoplasma in directer Verbindung stehenden Grundmembran. Nach den bisherigen Erfahrungen ist das Dickenwachsthum der Membran ein Organisationsvorgang, der nicht wie das Anschiessen eines Krystalls auss einer Mutterlauge, auf unorganischem Wege vor sich gehen kann, sondern an die active Thätigkeit des Protoplasmas gebunden ist. Die erste dünne vom Plasma ausgeschiedene Membranschicht mag man als ein lebendes activ thätiges Gebilde auffassen, das dann gewissermassen noch ein mit besonderer Differenzirung ausgestatteter Theil des Protoplasmas ist. Solche Uebergangsbildungen glaube ich bei Peridineen mehrfach gesehen zu haben; sie zeichnen sich von dem Cytoplasma durch eine grössere Widerstandsfähigkeit gegen chemische Reagentien aus, die ihnen etwas Membranähnliches verleiht. aber sie geben die charakteristischen Membranreactionen (die sog. Cellulosereaction mit Jodlösungen) noch nicht, vielmehr deuten die Reactionen noch auf nahe Verwandtschaft zu dem Plasma.

Bald nach diesem Uebergangszustand giebt die Membran die Cellulosereaction, und geht damit in das Gebiet der leblosen Ausscheidungsproducte des Protoplasmas über. Trotzdem verdickt sie sich, indem auf der Aussenseite die beschriebenen, regelmässigen Leistenzüge und anderen Figuren entstehen. Dieses Weiterwachsthum ist durch zwei Möglichkeiten zu erklären: entweder ist auch die verdickte Membran noch activ bauend thätig, sie entfaltet also Eigenschaften, die nur dem lebenden Plasma zuzuschreiben sind, und man muss sie demnach dauernd als activ lebenden Theil des Organismus ansehen, oder aber die verdickte Membran selbst verhält sich passiv und die Bauthätigkeit derselben wird durch das Protoplasma ausgeführt.

Die erste Annahme ist so wenig mit den Eigenschaften der verdickten Membran in Einklang zu bringen, und dadurch so unwahrscheinlich, dass jeder andere Erklärungsversuch mit Freuden zu begrüssen ist. Man wird sich also an das activ bauende Cyto-

plasma zu halten haben und auf dieses das Wachsthum zurückzuführen versuchen müssen. Aber wie soll dieses zu Stande kommen? Zur Erklärung stehen die Appositionstheorie und die Intussusceptionstheorie zur Verfügung.

Die Grundlage der Appositionstheorie ist die unmittelbare Berührung des bauenden activ thätigen Protoplasmas mit der wachsenden Membran. Bei den Peridineen sind aber die wachsenden Stacheln und Leisten von Anfang an durch zuerst dünne, später sogar recht beträchtliche Celluloseschichten vom Cytoplasma getrennt.

Strasburger hat zwar auch centrifugale Dickenwachsthumsvorgänge auf Apposition zurückgeführt, die von ihm vorgebrachten Erklärungsversuche treffen aber für unsere Fälle nicht zu. Die nächsten Vergleiche würden noch die mit den durch Fältelung der Wand entstehenden Verdickungen sein. Von einer solchen Faltenbildung habe ich nicht nur nichts finden können, sondern ich halte sie auch in den erwähnten Fällen für ausgeschlossen. Aeussere Epidermisleisten sollen nach Strasburger entstehen durch Ausschwitzen von flüssigen Substanzen zwischen Cuticula und Cuticularschichten, wodurch die Cuticula unregelmässig emporgehoben wird. Da bei den Peridineen keine Cuticula vorhanden ist, so fällt auch dieser Vergleich hier weg. Die bisher bekannten Fälle des Appositionswachsthums bieten keinen Vergleichspunkt, um das Leistenwachsthum der Peridineen zu erklären; aber auch das Wachsthum durch Intussusception wird um so unwahrscheinlicher, je genauer man die verschiedenen Verdickungsformen ins Auge fasst.

In der in tangentialer Richtung ausgeprägten Unregelmässigkeit der Leisten liegt die Schwierigkeit nicht, dafür haben wir Analoga in den Gefässen und ähnlich complicirt gebauten Zellen höherer Pflanzen. Man muss da nur annehmen, dass das Plasma an den Stellen, an denen die Leisten entstehen, anders arbeitet als unter den unverdickten Stellen. Die localisirte Wandverdickung wäre auf localisirte Thätigkeit des Plasmas zurückzuführen. Wir können diese Thätigkeit des Plasmas zwar nicht mit dem Mikroskop verfolgen, aber das hindert nicht, sie für möglich zu halten. Für die Areolenbildung könnte man an die Bütschli'sche Schaumstructur des Plasmas denken, wobei dann die Areolenwände der Membran über den Wabenwänden des Plasmas ihren Platz erhielten. Dass diese Erklärung aber nicht ausreicht, zeigen die isolirten und verzweigten, oft unregelmässig geschwungenen Leistenzüge, für die in

den Bütschli'schen Schäumen das Vorbild fehlt. Wir sehen aber das Plasma so viele Thätigkeiten entfalten, die wir nicht auf besondere mikroskopische Structuren zurückführen können, dass in dem Fehlen dieser sichtbaren Structuren nicht die grösste Schwierigkeit liegt, diese ist vielmehr in der räumlichen Trennung der wachsenden Theile von dem bildenden Plasma zu suchen.

Soll bei der Annahme des Intussusceptionswachsthums die Ausgestaltung der Membran auf der Aussenseite, fern vom Plasma, vor sich gehen, so klingt dies bedenklich an die active Bauthätigkeit der Membran selbst an, eine Annahme, die noch unwahrscheinlicher wird, wenn man die später zu erwähnenden Fälle extremen Wachsthums der Membran betrachtet.

Eine Möglichkeit, der Bauthätigkeit eine mechanische Erklärung zu Grunde zu legen, wäre noch zu erwägen; sie schliesst sich an eine der Strasburger'schen Erklärungen für Epidermiswachsthum an, indem sie annimmt, dass das Plasma auf der Innenseite der Membran an bestimmt localisirten Stellen den Bildungsstoff zum Wachsthum der äusseren Membranschichten ausscheide, dass dann dieser durch die Membran hindurchdiffundire und auf der Aussenseite die Verdickung der betreffenden Schicht verursache. Dieser Annahme stellt sich eine chemische Schwierigkeit entgegen. Dass die Cellulose vom Plasma aus gelösten Stoffen gebildet und dabei als in Wasser unlösliche Verbindung niedergeschlagen wird, ist verständlich, dass aber die Cellulose in gelöster Form vom Plasma auf der einen Seite der Membran ausgeschieden, nach der Diffusion durch die Membran auf der anderen Seite durch die Einwirkung des Wassers in unlöslicher Form niedergeschlagen wird, ist weniger wahrscheinlich. Aber selbst, wenn man sich zu dieser Annahme bequemen wollte, so kommt man damit noch nicht zur Erklärung der wirklich gefundenen Bilder.

Die Grundlage eines derartigen Wachsthums ist der Vorgang der Diffusion. Diese muss ausgehen von dem der Grundmembran anliegenden Plasma. Von jedem ausscheidenden Punkt wird ein Strom durch die Membran gehen; dieser wird zuerst in senkrechter Richtung auf das umgebende Wasser treffen und hier zur Ausscheidung kommen; er wird aber nicht auf diese Richtung beschränkt bleiben, vielmehr wird er sich strahlenförmig verbreitern. *A* in Fig. 1, Taf. VI sei das Protoplasma, *D* sei der die Membran ausscheidende Punkt. Von ihm wird der Stoff in der Richtung der

punktirten Linien durch die Membran *B* hindurchdiffundiren und aussen zur Abscheidung kommen. Die in senkrechter Richtung strömende Masse wird zwar zuerst abgelagert, aber einen Augenblick später wird auch die in schiefer Richtung hindurchdringende Substanz zur Abscheidung kommen, währenddem in senkrechter Richtung schon wieder neue Substanz ausgeschieden ist, welche die senkrecht über *B* liegende Membranstelle erhöht hat. Die ausgeschiedene Masse wird im nächsten Moment durch die weiter seitlich hindurchdringende Substanz noch mehr verbreitert und in der Mitte gleichzeitig erhöht u. s. w. Die Folge dieses auf Diffusion beruhenden Wachsthums würde sein, dass über der punktförmigen Ausscheidungsstelle sich ein runder Hügel von Membransubstanz erhöbe, der als Centrum den an der Innenseite liegenden Ausscheidungspunkt hätte. Bei einer linienförmigen Ausscheidungsquelle würde ein Wall mit sanfter Böschung entstehen (vergl. Querschnitts-Schema Fig. 1, Taf. VI). Was auf diese Weise nicht entstehen kann, ist ein spitzer Stachel oder eine senkrechte Mauer, wie sie unter Beibehaltung der Bezeichnung von Fig. 1, Taf. VI in den Fig. 2 und 3, Taf. VI in optischem Durchschnitt skizzirt sind. Die punktirten Kreise deuten die Form der über einem ausscheidenden Punkt *D* entstehenden Wälle an, wenn die Diffusion durch die Membran in allen Richtungen gleich wäre.

Um Auswüchse, die nach dem Schema 2 und 3, Taf. VI gebildet sind, durch Diffusion erklären zu können, müsste man sich zu der weiteren Hypothese bequemen, dass die Constitution der Membran so beschaffen sei, dass der Diffusionsstrom nur oder doch fast nur senkrecht zur Oberfläche gehen kann.

Dagegen spricht Folgendes: Wenn ein Stachel (Fig. 2, Taf. VI) oder eine Mauer (Durchschnitt Fig. 3, Taf. VI) auf diese Weise zu Stande kommen soll, so muss nicht nur die Grundmembran die erwähnte eigenthümliche Constitution haben, sondern auch die Verdickungsschichten des Stachels und der Mauer selbst, weil sonst die einmal begonnene Mauer- oder Stachelbildung nicht weiter fortschreiten könnte. Die Organisation in Grundwand und Leisten müsste demnach gleich sein. Es ist nun sehr wahrscheinlich, dass, wenn so schwerwiegende Organisationsdifferenzen, wie die vorwiegende oder ausschliessliche Diffusionsfähigkeit in einer Richtung mit Ausschluss aller übrigen, vorlägen, diese sich auch in andern physikalischen Verhältnissen aussprechen würden, insbesondere dass sie auch in den optischen Elasticitätsverhältnissen,

die sonst so nahe Beziehungen zur Constitution der Membran zeigen, Ausdruck finden würde. Es wäre zu erwarten, dass die optischen Elasticitätsachsen in der Grundmembran und in den Verdickungsschichten gleich verlaufen. Prüfen wir dies durch Beobachtung einer Membran im polarisirten Licht, so ergiebt sich das Gegentheil. Fig. 8, Taf. VI stellt ein Fragment einer Zellmembran von *Ceratium tripos* dar, *A* und *C*, *E* und *F* sind zwei sich unter rechtem Winkel kreuzende Paare von Leisten, die annähernd senkrecht zur Oberfläche der in der Ebene des Papiers gedachten Grundmembran stehen. Wäre die vorhin erwähnte Voraussetzung richtig, so müsste bei gekreuzten Nicols unter Einschaltung eines Gypsplättchens, Roth I. Ordn., die Grundfläche sammt den darauf gesetzten Leisten *A* und *C*, *E* und *F* dieselbe Farbe zeigen. In Wirklichkeit ändert die Grundmembran die rothe Farbe des Gesichtsfeldes nur im optischen Querschnitt, in Flächenansicht erscheint sie stets roth, die Leisten dagegen erscheinen je nach der Stellung roth oder gelb oder blau. In Fig. 8, Taf. VI habe ich Alles, was für eine bestimmte Stellung im rothen Gesichtsfeld gelb aufleuchtet, schraffirt, was blau erscheint, punktirt, und die daraus abgeleiteten Elasticitätsellipsoide daneben gezeichnet. Es ergiebt sich daraus, dass die gleichen Elasticitätsachsen der beiden Leistenpaare sowohl untereinander als auch zu denen der Grundmembran senkrecht stehen.

Extreme Fälle des Dickenwachsthums.

In meinen bisherigen Auseinandersetzungen habe ich mich an die gewöhnlicheren, fast bei jeder Peridineenzelle vorkommenden Erhebungen gehalten. Die Schwierigkeit, das Wachsthum auf die Thätigkeit des innerhalb der Grundmembran vorhandenen Cytoplasmas zurückzuführen, wächst ins Ungemessene, wenn wir die extremen Vorkommnisse des Dickenwachsthums ins Auge fassen.

Stacheln und Hörner. Für grosse und dicke Stacheln ergiebt sich eine besondere Aussicht der Erklärung des Wachsthums aus der Beobachtung, dass dieselben häufig einen centralen Theil von geringerer Dichte besitzen. Neben den, von mir als Stacheln bezeichneten, soliden Membranverdickungen giebt es auch noch hohle von Plasma ausgekleidete Membranaussackungen, die ich als „Hörner“ bezeichnete. Die geringere Dichte des Achsenstranges mancher

besonders dicker und grosser Stacheln führt zu der Frage, ob diese nicht etwa durch Umwandlung von Hörnern entstanden sind. Für gewisse Fälle muss ich diese Frage noch offen lassen, für andere dagegen, bei denen von vornherein von keiner Abweichung im Achsencylinder etwas zu merken ist, halte ich diese Deutung für ausgeschlossen, insbesondere für die später zu erwähnenden Fälle, wo Stacheln in Flügelleisten neu entstehen.

Flügelleisten sind relativ hohe, dünne, meist senkrecht vom Körper abstehende Leisten, die sich bei den meisten Peridineen finden und gewöhnlich als Schutzorgan für Geisseln dienen, in andern Fällen aber auch andere Functionen (z. B. Verstärkung der Membran, messerartig schneidende Schutzwaffen, Schwebeapparat) erhalten haben.

Die Flügelleisten entstehen in derselben Weise, wie die anderen Verdickungsleisten, nur dass sie ihr Wachsthum nicht eher einstellen, als bis sie viel grössere Dimensionen erreicht haben. Es giebt Flügelleisten, die mehr als hundert mal so hoch sind, als die Membrandicke beträgt. Bei *Ornithocercus splendidus* ist die Höhe der äusserst dünnen Flügelleiste grösser als der grösste Durchmesser der Gesammtzelle, abgesehen von den Flügelleisten (Fig. 11, Taf. VI).

Da sich die Peripherie der Flügelleisten beim Wachsthum fortwährend vergrössert, so kann das Wachsthum nicht etwa durch intercalares Nachschieben von der Grundmembran aus stattfinden, sondern an der Peripherie selbst muss, auch wenn dieselbe schon um die hundertfache Membrandicke von dem Cytoplasma entfernt ist, noch Substanzeinlagerung stattfinden. Zu glauben, dass diese Einlagerung durch Intussusception von dem so weit entfernten Plasma bewirkt werde, heisst, diesem eine geradezu mystische Fernwirkung zuschreiben.

Noch augenfälliger wird die Unwahrscheinlichkeit dieser Erklärung, wenn man die Form gewisser, unregelmässiger gebauter Flügelleisten, z. B. derer von *Ornithocercus magnificus* ins Auge fasst. Fig. 7, Taf. VI stellt die linke Hälfte der Membran dieser Species in perspectivischer Ansicht, Fig. 12, Taf. VI den Längsschnitt einer Membran dar. *A* und *B* sind die beiden Gürtelflügelleisten. Die zarten Membranlamellen *A* und *B* wachsen hier nicht, wie es sonst die Regel ist, als senkrechte Wälle von der Oberfläche empor, sondern bilden complicirt gebogene Blätter, von denen das eine C-förmigen, das andere S-förmigen Längsschnitt hat. Wüchsen diese Leisten durch Intussusception in der ganzen Fläche, so

müssten die schon abgelagerten Massentheilchen, so lange die Leiste wächst, fern vom Plasma, fortwährend noch die wunderbarsten Verschiebungen gegeneinander erleiden. Wüchsen die Leisten nur am Rande, so müsste sich die Richtung der sich anlagernden Massentheilchen zur Richtung der Grundmembran mit jedem μ fortschreitenden Wachsthums ändern.

Dass auch dieses complicirte Wachsthum, das fortwährend seine Richtung ändert, von innen heraus von einem entfernt, im Plasma, gelegenen Centrum geleitet wird, wäre wohl nur möglich, wenn die wachsende Membran activ thätiges Leben, das heisst dieselben Eigenschaften wie das Plasma selbst besässe. Wenn man dieses auch allenfalls für die erste Anlage einer Membran annehmen kann, so wird man sich doch schwer entschliessen, diese Eigenschaft auch noch Verdickungsschichten vom Charakter der geschilderten Flügelleisten zuzuerkennen.

Flügelleistenrippen. Die bisher gewonnene Ansicht von der Unmöglichkeit der Erklärung des centrifugalen Dickenwachsthums durch Intussusception wird noch befestigt durch Betrachtung der rippenartigen Verstärkungen der Flügelleisten. Die Grundlamelle der Flügelleisten ist meist ungemein dünn; sie wird fast immer verstärkt durch solide Rippen, die, von der Grundmembran ausgehend, in der Lamelle der Querflügelleisten radial verlaufen. Die Erklärung des Wachsthums dieser Rippen, die ich Hauptrippen nenne, bietet nur dieselben Schwierigkeiten, wie die der vorher erwähnten Stacheln, und wie die der Leistenlamellen, zu deren Verstärkung sie dienen.

Die Rippenradien weichen mit zunehmender Höhe der Leisten immer weiter auseinander; dadurch wird bei sehr ausgedehnten Leisten die Festigkeit derselben sehr geschwächt. Diesem Uebelstand kann dann dadurch begegnet werden, dass dort, wo die Entfernung derselben zu gross wird, secundäre Rippen neu angelegt werden. In Fig. 7, Taf. VI sind die mit *a* bezeichneten die Hauptrippen, die mit *b* bezeichneten die secundären. Wichtig für die Erklärung des Wachsthums ist, dass die secundären Rippen nachträglich angelegt werden, und dass sie in centraler Richtung blind endigen, also niemals mit der dem Plasma anliegenden Grundmembran in Verbindung standen. Die oben für die Erklärung des Stachelwachsthums gemachte Nothhypothese fällt hier demnach fort. Soll man der Flügelleiste nun die Fähigkeit zutrauen, draussen, weit entfernt vom Plasma, durch Intussusception Rippen

neu anzulegen? Das wäre von einer „nicht lebenden“ wohl zu viel verlangt.

Die Neuanlage von secundären Leisten im weiteren Verlauf des Leistenwachsthums spricht entschieden für Randwachsthum und gegen ein allgemeines Flächenwachsthum der Flügelleisten, und weist damit mehr auf Apposition denn auf Intussusception hin. Aber wie soll eine Randanlagerung zu Stande kommen? Darüber später.

Der Eindruck der Unmöglichkeit der Direction des Wachsthums der Rippen vom Cytoplasma aus wird noch erhöht bei Betrachtung des Verlaufs und der Verzweigung der Rippen. In Fig. 12, Taf. VI sind die Längsflügelleisten *C* und *D* einer Zelle von *Ornithocercus magnificus* gezeichnet. Die sehr zarte Leistenlamelle ist derart durch Rippen versteift, dass trotz geringsten Materialverbrauchs eine relativ grosse Festigkeit dieser grossen Platte erreicht wird. Die von der Grundmembran ausgehenden Hauptrippen stehen nicht nur nicht senkrecht zur Oberfläche der Zelle, sondern sie ändern die an der Rippenwurzel eingeschlagene Richtung in ihrem weiteren Verlauf ununterbrochen. Dazu kommt, dass sie reichlich Seitenzweige bilden, die sich ihrerseits wieder verzweigen, so dass schliesslich ein baumartiges Geäste der Rippen zu Stande kommt, wobei die Aeste stellenweise wieder miteinander anastomosiren.

In Fig. 11, Taf. VI sind die grossen Flügelleisten von *Ornithocercus splendidus* skizzirt; dieselben bilden so grosse und dünne Platten, dass die Zelle durch sie zu einem Muster eines Schwebeapparates wird. Die dünne Leistenlamelle ist versteift durch zahlreiche Radialrippen, die ihrerseits wieder so reichlich miteinander anastomisirende Seitenzweige bilden, dass das Ganze an die netzartige Nervatur eines Dicotylenblattes erinnert.

Wie soll dieses reiche Netzgeäder, weit ausserhalb der Zelle, durch Intussusception zu Stande kommen? Ich glaube, es bleibt nichts anderes übrig, als die Intussusception für diese und ähnliche Objecte aufzugeben, und nach einer anderen Erklärung zu suchen.

Extramembranöses Plasma und Wachsthum.

Wegsamkeit der Membran.

Nachdem ich mich überzeugt hatte, dass man zu keiner befriedigenden Erklärung des centrifugalen Dickenwachsthums der

Membran kommen kann auf Grund der Annahme, dass dasselbe durch die Thätigkeit des innerhalb der Membran befindlichen Plasmas hervorgebracht sei, weder unter Zuhülfenahme der Intussusceptions- noch der Appositionstheorie, schien mir nur noch eine Erklärungsmöglichkeit, die sich auf der Annahme der Thätigkeit von extramembranösem Plasma basirt, übrig zu bleiben. In der That glaube ich in extramembranösem Plasma den Schlüssel zur Lösung des Räthsels gefunden zu haben, und ich habe schon in meinen Studien über die Zelle der Peridineen[1]) meine Ansicht dahin geäussert, dass das centrifugale Wachsthum der einzelligen Algen auf extramembranöses Plasma zurückzuführen sei, und ich habe diese Ansicht dort durch verschiedene Beobachtungen zu stützen gesucht. Die Fortsetzung meiner Studien über diesen Gegenstand gab mir neue Beweismittel an die Hand, welche die Richtigkeit meiner früheren Behauptung bestätigen.

Die erste Aufgabe, die ich zu erfüllen habe, um meine Ansicht zu beweisen, ist der Nachweis der Möglichkeit des Auftretens von extramembranösem Plasma.

Die Pflanzenzelle erhält nach der bisher gültigen Ansicht ihren Abschluss nach aussen durch die Membran; demnach wäre nur von einem intracellulären aber nicht von einem extracellulären Plasma, das bauend wirken könnte, zu reden. Da aber das innere Plasma, wie oben auseinandergesetzt, das Wachsthum nicht bedingen kann, so muss Aussenplasma vorhanden sein; dies kann aber nicht vollständig von dem inneren getrennt sein, wenn es lebensfähig bleiben soll. Das Wachsthum kann demnach nur veranlasst werden durch Plasma, welches dem Zellinneren entstammt, welches aber, wenn ich mich so ausdrücken darf, zum Zweck des Membranbaues nach aussen abkommandirt ist. Wenn dies möglich sein soll, so muss ein für Plasma gangbarer Weg zwischen Innenseite und Aussenseite der Membran vorhanden sein. Diese Wegsamkeit der Membran für Plasma nachzuweisen, mag die nächste Aufgabe sein.

Oeffnungen der Membran.

I. Geisselspalte. Der Körper der Peridineen trägt gewöhnlich eine, wenigstens in der Membranzusammensetzung angedeutete Querfurche und eine Längsfurche, welche die erstere an-

1) Erg. d. Plankton Exped. d. H.-St., Bd. IV, M. a. A, 1895, p. 137 u. f.

nähernd senkrecht schneidet. Die Schnittstelle der beiden Furchen ist besonders dadurch wichtig, dass hier die Membran ein kleines, bisweilen rundliches, meist aber etwas spaltenartig verlängertes Loch aufweist: die Geisselspalte.

An dieser Stelle ist zweifellos die Möglichkeit für einen Austritt von Plasma nach aussen gegeben. Es ist schon lange bekannt, dass diese Geisselspalte der Austrittsort für ein plasmatisches Gebilde, die Längsgeissel, ist; und 1882 wies Klebs[1]) nach, dass ausser der in der Längsrichtung schwingenden ersten Geissel noch eine zweite, quer um den Körper schwingende Geissel aus dieser Spalte ihren Ursprung nimmt.

Damit ist schon unzweifelhaft Plasma ausserhalb der Membran nachgewiesen, aber die Geisseln für die Bauthätigkeit der Membran in Anspruch zu nehmen, geht nicht an. Es wäre zwar möglich, dass ausser diesen Geisseln noch weiteres Plasma aus den Geisselspalten hervordränge, und als feine Schicht die Membran überzöge, und so auf der Aussenseite das Substrat für das Membranwachsthum abgäbe, doch schien mir diese Annahme niemals so wahrscheinlich, dass ich nicht noch nach anderen Verbindungswegen zwischen Innen- und Aussenseite der Membran gesucht hätte.

II. Apicalöffnung. Bei den meisten Peridineengruppen findet sich eine zweite Membranöffnung ganz regelmässig am Vorderende der Zelle die sog. Apicalöffnung. Da diese aber bei der ganzen Gruppe der Dinophyseen fehlt, so erscheint es nicht angebracht, diese Oeffnung als die allgemeine Austrittsstelle für das fragliche Plasma anzusehen.

III. Offene Hornenden. Bei *Ceratium tripos* findet man häufig die Enden der beiden Hinterhörner offen. Da dieses Vorkommen noch mehr beschränkt ist, als das vorige, so dürfte es für die allgemeinen Verhältnisse des Wachsthums noch weniger in Betracht kommen als jenes.

IV. Poren. Bei allen Peridiniaceen und Prorocentraceen, die ich bisher zu beobachten Gelegenheit hatte, habe ich die Membran mit kleinen Punkten oder Kreisen übersäet gefunden. Bei der mikroskopischen Beobachtung leuchten diese Kreise beim Senken des Tubus auf, wenn die Membran sich in Wasser befindet, und werden dunkel beim Heben des Tubus. Bei Membranen, die

---

1) G. Klebs, Ein kleiner Beitrag zur Kenntniss der Peridineen. Botan. Zeitung 1884, p. 721 u. f.

in Styrax eingebettet sind, ist der Vorgang umgekehrt. Wasser ist schwächer, Styrax ist stärker lichtbrechend als die Membran. Die Kreise verhalten sich also in einem schwächer lichtbrechenden Medium wie ein schwächer lichtbrechender Körper, in einem stärker lichtbrechenden Medium wie ein stärker lichtbrechender Körper als die Grundmembran. Damit ist der Beweis erbracht, dass die Kreischen nicht etwa Stellen der Membran sind, die nur mit dichterer oder weniger dichter Membransubstanz erfüllt sind, sondern dass sie Höhlungen in der Membran sind, die sich mit dem jeweiligen Medium, in dem sich die Membran befindet, füllen. Sie können hiernach nur Poren oder Tüpfel sein.

Den Ausdruck Poren gebrauche ich hier nicht, wie es vielfach geschieht, als gleichwerthig mit Tüpfel, sondern als Ausdruck für ein anatomisch und physiologisch ganz verschiedenes Gebilde: als Porus bezeichne ich eine wirkliche Durchbrechung der Membran, während Tüpfel nur eine verdünnte Stelle der Membran ist.

Die Beobachtung der Flächenansicht der fraglichen Gebilde kann nicht entscheiden, ob hier Poren oder Tüpfel vorliegen, dazu ist das Bild des Querschnitts der Membran nöthig. Im optischen Querschnitt erscheint die Membran an Stellen, wo das Bild nicht durch die Form der Zelle oder Structurverhältnisse der Membran getrübt ist, von zahllosen feinen Linien, den „Poren" durchsetzt. In Fig. 10, Taf. VI unten links sind diese Poren für eine kleine Stelle der Membran angedeutet. Der Regel nach laufen dieselben, wie in Fig. 10, Taf. VI senkrecht zur Oberfläche, in gewissen Fällen, wie z. B. in den Hörnern von *Ceratium tripos*, *fusus*, *furca*, am conischen Hinterkörper von *Podolampas*, durchlaufen sie die Membran derart schräg, dass die äussere Oeffnung der Poren dem Vorderende resp. dem Hornende zugekehrt ist. In Fig. 6, Taf. VI zeichnete ich ein Fragment eines Hinterhorns von einer Varietät von *Ceratium tripos* mit besonders dicker Membran, dieses zeigt deutlich die Schiefstellung der Poren.

Trotz genauen Suchens habe ich kein Schliesshäutchen gefunden, welches die Poren nach aussen oder innen verschlossen und dadurch zu Tüpfeln gemacht hätte, vielmehr lassen die Poren an der dicken concaven Seite des in Fig. 10, Taf. VI gezeichneten Horns von *Ceratium tripos* an ihren Mündungen sogar eine schwache Erweiterung erkennen.

Poren und Tüpfel. Der optische Befund berechtigt vollständig zu der Behauptung, dass die feinen Punkte der Flächen-

ansicht der Membran, und die feinen Striche des Membranquerschnitts echte Poren d. h. offene Durchbrechungen der Membran sind. Die Dimensionen der in Frage kommenden Gebilde sind aber so klein, dass sie vielfach geradezu an der Grenze der Sichtbarkeit liegen. Daraus könnte ein Einwand gegen die obige Behauptung abgeleitet werden. Bei so geringen Dimensionen, wie sie hier vorliegen, ist es sehr schwer mit absoluter Sicherheit in jedem Einzelfall zu entscheiden, ob der Porus, der oft so fein ist, dass er nicht einmal als doppelt contourirter sondern nur als einfacher Strich erscheint, wirklich nicht innen oder aussen durch ein äusserst feines Häutchen geschlossen ist. Man kann obigen Behauptungen gegenüber einwenden, dass trotz des vergeblichen Suchens dennoch ein Häutchen vorhanden sein, aber wegen seiner geringen Dimensionen sich der Beobachtung entzogen haben könnte.

Es ist deshalb nicht von der Hand zu weisen, auch noch auf anderen Gebieten nach Beweisgründen zu suchen, welche für die Richtigkeit des durch directe Beobachtung gewonnenen Schlusses sprechen. Einer der einfachsten ergiebt sich aus der Betrachtung des Verhaltens der als Poren in Anspruch genommenen Gebilde zu den Tüpfeln der Peridineen.

Die mit Tüpfelbildung verbundene Wandverdickung kann für die Peridineenzelle einen doppelten Zweck haben: einmal und vorwiegend unter grösster Sparsamkeit an Baumaterial der Membran die genügende Festigkeit zu verleihen, dann möglichst weitgehende Erleichterung der Diffusion zu erreichen durch Schaffung ausgedehnter dünner Membranstellen, ohne Beeinträchtigung der nöthigen Festigkeit der Membran.

Die erste Aufgabe wird, wie oben erwähnt, bei den Peridineen in zwar verschiedener Weise, aber im Allgemeinen durch die leistenartige Anordnung der Verdickungsschichten in recht vollkommener Weise erreicht, wobei dann die unverdickten Stellen die Tüpfel darstellen. Es fragt sich nun, ob auch die als „Poren“ bezeichneten Punkte, wenn sie nicht wirkliche Poren sondern Tüpfel wären, für die gedachten Zwecke in Frage kommen könnten?

Für die Entscheidung wird es angebracht sein, die Flächen der verdickten Stellen, der Poren und der Tüpfel miteinander zu vergleichen. Machen wir den Anfang mit einer gleichmässig verdickten Membran, die nur Poren enthält, wo diese also die Tüpfel überhaupt zu vertreten scheinen. In Fig. 9, Taf. VI ist die Skizze

reproducirt, die ich bei 1600facher Vergrösserung von einigen isolirten Platten von *Ceratium tripos* gezeichnet habe. Zahl, Lagerung und Grösse der Poren wurden möglichst genau mit dem Prisma aufgenommen. Die Grundfläche ergab bei der Ausmessung einen Flächeninhalt von 5388 qmm, darauf standen 199 Poren von ca. 0,7 mm Durchmesser, also 0,384 qmm Querschnittsfläche. Die Fläche aller Poren zusammengenommen betrug demnach 76,5 qmm, also nur ca. 1,4 % der Grundfläche. Nehmen wir an, die kleinen Kreise seien keine echten Poren, sondern nur grubenartige, durch eine feine Membranlamelle geschlossene Vertiefungen, so würde durch ihre Ausbildung nur eine so geringfügige Vergrösserung der Diffusionsfläche und eine so unbedeutende Ersparniss an Baumaterial erzielt, dass dieses schwerlich als Zweck der ganzen Einrichtung angesehen werden kann.

Dieses Argument wird noch zwingender bei denjenigen Zellen, welche statt einer gleichmässigen Membranverdickung eine kräftige Leistenverdickung haben. Bei diesen ist durch unverdickte Stellen in ausgiebigster Weise für dünne Diffusionsflächen neben genügender Membranfestigkeit bei geringem Materialverbrauch gesorgt.

Als Beispiel der Verhältnisse netzartiger Verdickungen wähle ich *Peridinium Hindmarchii*. Um einen recht genauen zahlenmässigen Vergleich zu ermöglichen, habe ich ein Stückchen des Panzers dieser Species bei 1300facher Vergrösserung photographirt, und an der Aufnahme die Grundfläche, die Länge und Dicke der Leisten und den Durchmesser der Poren gemessen. Fig. 18, Taf. VII stellt die gemessene Stelle dar. Die Gesammtfläche betrug 1097 qmm, die Breite der Leisten 0,5 mm, die Leisten alle aneinandergereiht würden eine Länge von 320 mm erreicht und eine Fläche von 160 qmm bedeckt haben. Die Gesammtfläche der Membran verhält sich zu der von den Leisten bedeckten Fläche wie 100 : 17,5. Für die Diffusion kommen hauptsächlich die unverdickten Stellen der Membran in Betracht, die hier sehr wohl als Schliessmembranen der die ganze Oberfläche bedeckenden Tüpfel bezeichnet werden können. Die Fläche dieser Schliessmembranen zusammengerechnet beträgt ca. 82,5 % der ganzen Grundfläche. Berücksichtigt man weiter, dass in dem eben erwähnten Fall die Grundfläche der Tüpfel sehr dünn war, so wird es recht augenscheinlich, dass die Tüpfel in vorzüglicher Weise für die Schaffung grosser Diffusionsflächen sorgen, und dass auch die anderen der oben erwähnten Aufgaben der Tüpfelbildung (Ermöglichung grosser Mem-

branfestigkeit bei geringstem Materialverbrauch) in vollkommener Weise von ihnen gelöst werden. Trotzdem finden sich auch hier die oben für *Ceratium* beschriebenen kleinen Kreise wieder vor, und zwar in jedem Tüpfel je einer. Auf dem in Fig. 18, Taf. VII gezeichneten Membranstück hatten also 24 Kreise Platz, deren Durchmesser auf der Photographie gemessen 0,8 mm betrug. Die Fläche jedes Kreises war demnach 0,5 qmm, die Fläche aller Kreise zusammengenommen 12,4 mm. (In der Skizze Fig. 18, Taf. VII sind diese Kreise etwas zu klein wiedergegeben). Die Fläche der Grundmembran verhält sich hiernach wie 100 : 1,36, giebt also annähernd dasselbe Verhältniss, wie es vorhin für *Ceratium tripos* gefunden wurde.

Nehmen wir an, die kleinen Kreise seien nach innen durch ein feines Häutchen geschlossen, sie seien also nicht echte Poren, sondern Tüpfel, so würde durch ihre Ausbildung im günstigsten Fall nur eine ganz geringfügige Vervollkommnung der Diffusionsfläche, entsprechend 1,4% der Gesammtfläche, erzielt werden. Diese würde schon keine grosse Rolle spielen, selbst dann nicht, wenn die Membran, in welche die Kreise eingebettet sind, verdickt wäre; nun aber liegen sie in der an sich schon ausserordentlich dünnen Schliesshaut der Areolen-Tüpfel. Hier kann weder die Vergrösserung der Diffusionsfläche, noch die Ersparniss an Baumaterial irgendwie ins Gewicht fallen. Als Tüpfel im Tüpfel würden diese kleinen Kreise vollständig zwecklos erscheinen. Trotzdem finden wir sie bei allen Formen mit Leistenverdickung, selbst bei denjenigen, die ausgedehnte unverdickte Tüpfelflächen besitzen, mit derselben Regelmässigkeit, wie bei den gleichmässig verdickten Membranen.

Bei den Flächen, bei denen die Leisten geschwungene Linienzüge bilden, liegen die Kreise, die ich vorwegnehmend „Poren“ nenne, in ähnlicher Weise über die Fläche vertheilt, wie bei den gleichmässig verdickten Zellwänden. Bei Zellen, bei denen die Leisten zu parallelen Systemen angeordnet sind, liegen Tüpfel meist in parallelen Reihen in den unverdickten Membranstreifen zwischen den Leisten. Wenn die Leisten netzartig miteinander verbunden sind, und dadurch die ganze Membran in ein System von Tüpfeln verwandelt wird, so findet sich regelmässig in jeder Schliessmembran ein Porus. Gewöhnlich liegt dieser in der Mitte des Tüpfels, bisweilen aber auch einer der Randleisten genähert. In seltneren Fällen finden sich mehrere Poren in einer Schliessmembran.

Als Tüpfel würden die kleinen Kreise kaum Nutzen gewähren, und trotzdem findet man sie mit grösster Regelmässigkeit in jeder Zelle wieder. Ich habe viele Zellen verschiedenster Arten daraufhin untersucht, und mit solcher Sicherheit stets die Poren wiedergefunden, dass ich mich berechtigt glaubte, selbst da ihre Existenz anzunehmen, wo ich sie nicht sehen konnte. Ein lehrreiches Beispiel lieferte die schon citirte Membran, von der Fig. 18, Taf. VII ein Stück darstellt, bei der ich selbst bei starker Vergrösserung Poren nicht constatiren konnte. Trotzdem glaubte ich ihr Vorhandensein nicht mehr bezweifeln zu dürfen, und schob ihre Unsichtbarkeit auf die geringe Dicke der Tüpfelschliessmembranen, in denen sie sich finden mussten. Ein Schatten war wohl an der Stelle, wo sie sein sollten, zu sehen, dies konnte aber auch optische Täuschung sein. Auf Umwegen gelang es mir aber auch in diesem besonders schwierigen Fall positive Gewissheit zu erlangen. In einer bei sehr starker Vergrösserung von einem Stückchen der Membran hergestellten Mikrophotographie war in jedem Tüpfelschliesshäutchen, das genau in der Objectebene lag, der gesuchte kleine Kreis deutlich ausgezeichnet.

Fassen wir das Vorhergehende zusammen, so ergiebt sich, dass bei den Peridineen Tüpfel vorhanden sind, dass auch diese Tüpfel für ihre Function ausreichend gebaut sind, dass aber neben ihnen noch Poren vorkommen; ferner, dass, während die Tüpfel grossen Verschiedenheiten unterworfen sind oder auch ganz fehlen können, die Poren niemals fehlen. Für diese Poren als Tüpfel gedacht, lässt sich kein irgendwie erheblicher Nutzen herausfinden. Weder als Ersparniss von Baumaterial noch zur Vergrösserung der Diffusionsfläche könnten sie ins Gewicht fallen, ihr Nutzen muss also auf anderem Gebiet liegen. Der Umstand, dass sie bei jeder Zelle und bei jeder Art mit derselben Regelmässigkeit wiederkehren, während so viele andere Verhältnisse wechseln, deutet darauf hin, dass der Nutzen weder für gewisse Arten, Gattungen oder Familien besonders bestimmt sei, sondern dass er ganz allgemein, und für alle Peridineenzellen gleich sein muss; ja, daraus dass sie nie fehlen, lässt sich geradezu schliessen, dass sie für Zellen mit den Eigenschaften der Peridineen schlechterdings nicht entbehrt werden können, und dieser Nutzen liegt, so nehme ich an, vorwiegend in der Vermittelung des centrifugalen Dickenwachsthums der Membran.

B e d e u t u n g   d e r   P o r e n   f ü r   d a s   W a c h s t h u m. Wenn, wie soeben entwickelt, alle Membranen siebartig durchlöchert sind, so

sind für das Plasma unendlich viele, feine Wege geöffnet, um von innen nach aussen vorzudringen. Da die Poren über die ganze Oberfläche zerstreut sind, so wird das Plasma an allen Stellen auf kürzestem Wege die Oberfläche der Membran erreichen können. Nehmen wir an, dass während des Dickenwachsthums der Membran ein Theil des Plasmas, durch die feinen Poren nach aussen hervortretend, sich über die Oberfläche verbreitet, so sind damit alle Schwierigkeiten, die oben für die Erklärung des centrifugalen Dickenwachsthums erwähnt wurden, gehoben, denn dann ist der wachsende Membrantheil nicht mehr durch eine dicke Membranschicht vom Plasma getrennt, vielmehr kann das extramembranöse Plasma die zum Wachsthum nöthige Membransubstanz ausscheiden und unmittelbar an den wachsenden Stellen der Membran ablagern.

Gewisse der oben erwähnten Differenzirungen der grossen Flügelleisten deuteten darauf hin, dass die Flügelleisten peripherisch noch weiter wachsen, während die dem Körper benachbarten Theile schon fertig sind. Dies würde darauf hindeuten, dass eine Membranschicht nach der andern angebaut wird. Am einfachsten ist die Annahme, dass dieses Anbauen durch Apposition vor sich geht. Der strenge Beweis, dass die Intussusception dabei ausgeschlossen sei, ist damit allerdings noch nicht erbracht, aber erstere Erklärung, als die einfachere und dabei vollkommen genügende, dürfte doch den Vorzug verdienen.

Auf diese Weise wäre das centrifugale Dickenwachsthum der einzelligen Pflanzen, das früher unvereinbar mit der Appositionstheorie zu sein schien, und als einer der schwerstwiegenden Gründe gegen dasselbe angeführt werden konnte, unter Berücksichtigung der Poren als wirkliche Membrandurchbrechungen zu einer neuen Stütze dieser Theorie geworden.

Durchtritt von Plasma.

Passirbarkeit der Membran für Plasma.

Es wurde im vorigen Capitel der Beweis geführt, dass die Membran der Peridineenzelle siebartig durchlöchert sei; damit ist die Wegsamkeit der Membran ganz allgemein bewiesen. Wegen der geringen Dimensionen der Poren und der damit verbundenen Schwierigkeit der Untersuchung erscheint es, um allen Täuschungen sicher zu entgehen, nicht unangebracht, die gegebenen Beweise noch durch andere auf anderem Wege gewonnene zu stützen. Der

am meisten überzeugende Beweis würde durch Beobachtung des Durchtretens von Plasma oder anderen nicht diffusiblen Stoffen durch die Membran erbracht werden. Diese Beobachtung würde doppeltes Interesse haben, weil durch sie der Beweis geführt würde, dass die lebende Zelle die ihr gebotenen Wege zum Austritt geformter Stoffe auch wirklich benutzt.

Austreten vorgebildeter Fäden. Die Zellmembran von *Podolampas bipes* hat zwischen den beiden nach hinten starrenden Stacheln eine Stelle, die durch besonders grosse Poren ausgezeichnet ist. Unter gewissen Umständen tritt nun ein eigenthümlicher Process auf, den ich an anderer Stelle ausführlich beschrieben und abgebildet habe[1]). Im Verlauf desselben werden aus dem Inneren der Zelle feine Fäden, die darin vorher zu Bündeln vereinigt waren, aus dem Hinterende herausgeschossen; sie passiren die Membran dabei, als wenn diese ihnen gar kein Hinderniss böte. Der Weg, den sie nehmen, kann ihnen nur durch die erwähnten grossen Poren gegeben sein, diese müssen also für Fäden gangbar sein, können also nicht durch Membranen geschlossen sein.

In Fig. 42, Taf. VIII stellen die kürzeren, dickeren Striche die fraglichen Fäden dar. Die Substanz dieser Fäden und ihre Bedeutung für das Zellenleben ist noch nicht klar. Die nächstliegende Vermuthung, dass sie Nadeln von oxalsaurem Kalk seien, ist nicht zutreffend, da sie biegsam sind (in manchen Zellen sind die ganzen Bündel wellig hin und hergebogen), und da sie nicht doppeltbrechend sind. Sie bedürfen noch weiteren Studiums zur Aufklärung; bis jetzt erscheint die Annahme, dass sie eiweissartige Bildungen sind, am meisten Wahrscheinlichkeit für sich zu haben.

Ausspinnen von Fäden. Wegen der grossen Bedeutung, die es für die Erklärung wichtiger physiologischer Processe hat, habe ich mir viel Mühe gegeben, das von meiner Theorie geforderte Austreten von Plasma aus den Poren direct zu beobachten. Gelegentlich eines längeren Aufenthalts an der zoologischen Station zu Neapel ist mir dieses auch gelungen. Ich hatte mich bei dieser Gelegenheit ebenso wie schon früher des freundlichsten Entgegenkommens und der thatkräftigen Unterstützung seitens der Herren Beamten wie auch des Herrn Geheimrath Dohrn selbst zu erfreuen; ich benutze hier freudig die Gelegenheit, öffentlich dafür zu danken.

1) Schütt, Studien über die Zellen, l. c. p. 90 u. 135, u. Fig. 56, 12—21, Taf. 19.

Nachdem mein Suchen nach extramembranösem Plasma längere Zeit vergeblich geblieben war, gelang es mir endlich, höchst eigenartige Fadenbildungen aufzufinden, denen ich, trotzdem das Beobachtungsmaterial noch gering ist, da ich einander entsprechende Bildungen schon bei drei verschiedenen Species beobachten konnte, allgemeinere Bedeutung zuschreiben muss.

Die in Fig. 41, Taf. VIII abgebildete Zelle von *Ceratium furca* (das lange Vorderhorn wurde wegen Platzmangel nicht mit dargestellt) wurde eine Zeit lang unter Deckglas lebend beobachtet. Dabei bewegte sich die Zelle zeitweilig gleichmässig, zeitweilig ruckweise. Die ruckweise Bewegung wurde hier, wie mir schien, durch die nach hinten gerichtete Längsgeissel hervorgebracht; diese diente hier nämlich nicht nur dazu, so wie ich es in meinen Studien über die Zelle p. 120 beschrieben habe, die Zelle durch den vermittelst ihrer Schwingungen verursachten Rückstoss fortzuschieben, sondern auch durch directes Gegenstemmen nach Art eines Stabes fortzustossen.

Während der Bewegung der Zelle schien die Quergeissel zwar korkzieherförmig gedreht, aber vollständig regungslos zu sein. Zu anderer Zeit schien die Längsgeissel steif wie ein Stock zu sein, während die Querfurchengeissel lebhaft schwang, und die Zelle bewegte sich dabei auch. Hiernach wäre eine dreifache Bewegungsart zu constatiren: gleichmässige, durch den durch die Längsgeissel verursachten Wasserrückstoss, gleichmässige, durch Wasserrückstoss durch die Quergeissel, und ruckweise, durch directen Stoss durch die Längsgeissel. Dazu kommt dann noch eine vierte, die ich später bei Besprechung des pseudopodialen Plasmas erwähnen will.

Durch Zusatz von Formalin in sehr verdünnter Lösung an den Deckglasrand wurde die Zelle anfangs geschädigt und schliesslich fixirt. Die Wirkung ging aber so langsam von Statten, dass ich eine Reihe von Zwischenstufen zwischen der ersten Schädigung und der schliesslichen Fixirung beobachten konnte. Als erste Stufe der Schädigung trat gewöhnlich die Abrundung der vorher breit ausgedehnten Chromatophoren ein, dann folgte die Ausscheidung der später zu besprechenden Bläschen, und gleichzeitig erschienen ganz zarte, wasserhelle, kaum sichtbare feine Streifen neben der Zelle. Durch verdünnte Lösung von Gentianaviolett wurden die Streifen violett gefärbt, und liessen sich darnach in Bündel von sehr vielen, äusserst feinen, sehr langen, aus homogener Masse bestehenden Fäden auflösen, die alle von der Membran ihren Ursprung

nahmen. Die Ursprungsstellen waren in ähnlicher Weise gleichmässig über die Membran verbreitet wie die Poren. Obwohl sie unmittelbar aus der Membran hervorzukommen schienen, so liess sich doch das Durchtreten nicht direct beobachten, weil die schwächer gefärbten Fäden von dem dunkler gefärbten Cytoplasma in ihren Anfängen verdeckt wurden. Feinheit und Anordnung der Fäden, welche der der Poren etwa entspricht, und die Unmöglichkeit, die Herkunft der Fäden zur Zeit auf andere Weise zu erklären, lassen kaum daran zweifeln, dass die Fäden aus dem Plasma durch die Poren hervorgesponnen sind. An den äusseren Enden degenerirten die Fäden langsam und liessen dann netzartig anastomosirende, stellenweise knotig oder perlenartig angeschwollene Aeste erkennen. Ueber die Herkunft dieser letzteren habe ich noch nicht volle Sicherheit erhalten können. Fig. 41, Taf. VIII giebt auch einige dieser Anastomosen wieder.

Fig. 42, Taf. VIII stellt denselben Process in der Form dar, wie er sich bei einer Zelle von *Podolampas bipes*, also einer Peridineenform, die den Ceratien systematisch ziemlich fern steht, abspielte. Auch dieses Bild wurde erhalten durch langsame Einwirkung von Formalin und Färbung mit Gentianaviolett. Die Fäden waren auch hier violett gefärbt. Die schleifenartige Verschlingung der Fäden ist Kunstproduct, hervorgebracht durch eine Lageveränderung der Zelle, die ihrerseits wieder durch Wasserzusatz zum Präparat entstand.

Die Fadenbildung ist ein Theil einer Reihe von Reactionen, welche sich in Peridineenzellen in durchaus regelmässiger Weise einstellen, wenn sie auf dem Objectträger langsam wirkenden Schädigungen ihrer Lebensthätigkeit unterworfen werden, und von denen noch nicht feststeht, ob und unter welchen Verhältnissen sie im normalen Leben der Zelle vorkommen. Bis jetzt erschienen sie mir als anomale Störungen, Krankheitsbilder, von denen ich aber jetzt weiss, dass sie nicht unbedingt zum Tode führen müssen, sondern wie unten zu erwähnende Verhältnisse lehren, bei rechtzeitigem Aufhören der Störungen auch wieder rückgängig gemacht werden können, und darum nicht unbedingt als reine Krankheitserscheinungen aufzufassen sind. Vielleicht sind es nur Aushülfsmittel der Zelle, um Störungen der Lebensthätigkeit zu überwinden. Eine andere Möglichkeit wird später noch erwähnt werden.

Die Reihenfolge dieser Störungen ist: Veränderung der Chromatophorenform, Störung der Geisselthätigkeit, Ausschiessen der nadel-

artigen Fäden (auf die Gattung *Podolampas* beschränkt, hier aber typisch), Ausspinnen der Porenfäden, Auftreten von extramembranösen Bläschen und Hautschichten, Plasmapseudopodien, blasige Degenerirung der Geisseln, Ausstossen von Plasma aus den grossen Oeffnungen.

Von diesen Erscheinungen tritt das Ausspinnen der Fäden am seltensten auf. Es ist mir leider noch nicht gelungen, Sicherheit über die Bedingungen des Auftretens zu erlangen. Mehrmals gelang es mir, dieselbe durch Einwirkung sehr verdünnten Formalins hervorzurufen, dann blieb die Reaction aus, obwohl ich in gleicher Weise verfahren zu haben glaubte. Ein anderes Mal gelang es, nach blosser Einwirkung von Gentianaviolett ohne Formalin die Fäden zu sehen. Fig. 25, Taf. VII giebt den Umriss eines schiefen Längsschnittes von *Podolampas bipes* wieder, an dem nach Färbung mit Gentiana von der Oberfläche ausstrahlende Fäden sichtbar waren. Anastomosirende Fäden, die ich an den Fadenenden sah, wurden nicht gezeichnet, weil ich nicht sicher war, ob sie nicht Kunstproducte, hervorgebracht durch ausgeschiedenen Farbstoff, seien.

Die Bildung der Fäden kann hiernach keine specifische Wirkung des Formalins sein. Wahrscheinlich wird sie allgemeine Reaction auf langsam wirkende Schädigungen sein. Leider musste ich meine diesbezüglichen Untersuchungen abbrechen, bevor sie zum Abschluss gekommen waren, hoffe aber dieselben bei nächster Gelegenheit wieder aufnehmen zu können, um die Räthsel der Entstehungsbedingungen sowie der besonderen Eigenschaften der Fäden noch zu lösen. Bezüglich der Substanz der Fäden glaube ich nicht fehl zu gehen, wenn ich annehme, dass sie plasmatischer Natur sei, und speciell der der Geisseln ähnlich gebildet sei, doch sind noch weitere Untersuchungen nöthig, bevor dies sichergestellt ist.

Festheftung der Zellen.

Aus den Poren hervorgesponnene Fäden. Ein Fingerzeig für die Function, die die vorhin erwähnten, langen, aus den Poren hervorgesponnenen Fäden doch vielleicht im normalen Leben der Zelle haben dürften, wird durch die Beobachtung gegeben, dass die vorher beweglichen Zellen nach dem Hervorspinnen der Fäden stets fest lagen, und zwar wie die weitere Beobachtung ergab, mit den Fäden an der Glasunterlage so festgeheftet waren,

dass sie durch Wasserströmungen, die ich unter dem Deckglas hervorbrachte, zwar zum Hinundherpendeln aber nicht zum Loslösen gebracht wurden; die Fäden erwiesen sich trotz ihrer grossen Feinheit als gute Anker. Die Vermuthung, dass die Fäden dazu bestimmt sind, die Zelle an einem Substrat festzuheften, würde ich als sehr in der Luft schwebend gar nicht erwähnen, wenn nicht andere zu Beobachtungen auch noch dafür sprächen. Diese Beobachtungen stimmen alle darin überein, dass die Peridineenzelle, die bisher als ein typischer Schwebemechanismus aufgefasst wurde, sich doch unter Umständen festheftet. Ich will einige typische Fälle dafür anführen.

Klebemasse aus Poren. Eine Zelle von *Steiniella mitra*[1]), die sich, auf den Objectträger gebracht, in der Richtung nach dem stumpfen Ende hin bewegte, wurde mit Rath'scher Lösung fixirt. Die Zelle haftete nachher mit der hinteren Spitze an der Glasplatte. Die Membran ist nicht klebrig, wenn die Zelle trotzdem festhaftet, und zwar mit dem die geringste Adhäsionsfläche bietenden spitzen Ende, so kann dies wohl nur durch eine aus der Zelle hervortretende Klebmasse bedingt sein. Eine Oeffnung befindet sich an diesem Ende nicht, ausser den feinen Poren; es wird also der klebende Körper wahrscheinlich durch die Poren nach aussen gedrungen sein. Dass dieser Körper Plasma sei, ist nur eine Vermuthung.

Plasma aus dem Apex. In dem vorigen Fall wurde die Klebmasse nicht direct wahrgenommen. In Fig. 56,6. Taf. 19 meiner „Studien über die Zelle" habe ich eine Zelle von *Podolampas bipes* dargestellt, aus deren Vorderende, dem Apex, ein kleines Pfröpfchen Plasma — P_1 hervorgequollen ist. Den dort dargestellten Vorgang habe ich oft an fixirten Zellen beobachten können. Wenn man die Fixirung auf dem Objectträger vornimmt, so findet man nicht selten, dass die Zelle mit dem Plasmapfröpfchen der Glaswand anklebt. Dieser Vorgang ist nicht bloss auf *Podolampas* beschränkt, sondern findet sich auch bei Ceratien und Peridinien. Gegen diese Beobachtungen könnte man einwenden, dass die tödtlich schädigende Einwirkung des Reagens die Anheftung bedingt habe, und dass diese auf das normale Verhalten der Zelle keinen Schluss erlaube. Andere Fälle zeigten mir jedoch, dass die Anheftung eintreten kann, ohne durch schädigende Reagentien veranlasst zu sein.

---

1) Abbildung siehe Schütt „Studien über die Zelle", Fig 27, 1—3, Taf 7.

Aus dem vom Meer gebrachten Sammelgefäss wurde ca. 1 ccm Wasser abpipettirt und auf einem Such-Objectträger zu einer etwa 2 mm hohen Schicht ausgebreitet und durchsucht. Dabei fand ich eine Zelle von *Peridinium Michaelis*, die trotz der geringen Zeit, die zwischen Uebertragen und Auffinden verflossen war, doch Zeit gefunden hatte, sich mit dem Vorderende am Glase so sicher festzusetzen, dass sie sich bei Berührung mit einem Haar wie an einem Stiel hin und her bewegte, aber nicht eher losliess, als bis sie einen kräftigen Stoss erhielt. Die Festheftung war besorgt durch Plasma, das aus der Oeffnung des verjüngten Vorderendes, der Apicalöffnung, hervorgetreten war, ohne dass es durch eine nachweisbare schädliche Einwirkung dazu veranlasst worden wäre. Einwirkung chemischer Reagenzien lag nicht vor, selbst Sauerstoffmangel, der leicht bei Zellen, die unter Deckglas gehalten werden, Störungen des Lebensprocesses bewirkt, war hier ausgeschlossen, weil die Zelle sich in einer im Vergleich zu ihrer Körpergrösse geradezu als See zu bezeichnenden Wassermasse befand, die gar nicht durch ein Deckglas abgeschlossen wurde. Da kein Deckglas angewandt wurde, so fällt auch die Druckwirkung, die durch Auflegen des Deckglases hervorgebracht werden kann, als störendes Agens fort. Selbst erhebliche Temperaturdifferenz kann hier nicht schädlich gewirkt haben, denn der Such-Objectträger hatte annähernd dieselbe Temperatur wie das Vorrathsgefäss, und die Zelle wurde so kurze Zeit nach der Uebertragung mit der ziemlich beträchtlichen Wassermasse beobachtet, dass dieses seine Temperatur noch wenig verändert haben konnte. Wesentlich verändert waren nur die Beleuchtungsverhältnisse, weil das Vorrathsgefäss im diffusen Tageslicht gestanden hatte, die Zelle auf dem Such-Objectträger aber das Licht des Mikroskopspiegels erhielt. Stark schädigende Einflüsse waren also ausgeschlossen. Die Zelle schien zudem trotz der Festheftung noch nicht krank zu sein. Ich kenne den Plasmakörper der fraglichen Art so genau, dass ich aus kleinen Veränderungen der Plastiden, der Pusulen oder des Grundplasmas sehr bald erkenne, wann eine Zelle anfängt krank zu werden, und dass ich das Eintreten der grösseren Störungen der Gesundheit, die bei längerem Verweilen unter Deckglas einzutreten pflegen, aus den kleinen Anzeichen schon vorher im Zellinnern erkennen kann. Hier schienen aber Plastiden, Pusulen und das Grundplasma noch normal zu sein und nur das Fehlen der Geisselthätigkeit war als Abweichung zu constatiren. Dieses ist hier am wenigsten als

Krankheitsindicium zu betrachten, weil es mit dem Uebergang der Schwimmbewegung zur Festheftung in Zusammenhang steht. Thätigkeit der Geisseln und stielartig wirkende Thätigkeit des Apex sind einander entgegengesetzt. Da hier keine grobe Schädigung vorzuliegen scheint, sondern nur eine geringfügige Reizwirkung, so spricht dies dafür, dass das von mir häufig beobachtete Vortreten von Plasma aus dem Apex und die darauf folgende Festheftung nicht als zufällige Nebenerscheinung beim Absterben aufzufassen ist, sondern dass die Festheftung selbst als Mittel zur Erreichung irgend eines Zweckes einen gewissermassen normalen Platz im Leben der Peridineen beansprucht.

Festheftung und Apicalöffnung. Bestimmte Peridineengruppen, die *Ceratiinae*, die *Podolampinae* und die *Ceratocoryinae*, scheinen geradezu für die Festheftung mit dem Vorderende prädisponirt zu sein. Dieses ist bei fast allen Arten der beiden ersten Gruppen etwas conisch verjüngt, bei manchen sogar zu einem Horn ausgezogen und offen. Als Ausnahme fand ich bei *Blepharocysta striata* eine der Apicalöffnung entsprechende Stelle, die im Uebrigen wie bei den anderen vorgebildet aber durch eine Platte verschlossen war; aber auch diese Verschlussplatte verringert nur die Möglichkeit des Plasmaaustritts, aber verhindert sie nicht, da sie mit einigen besonders grossen Poren[1]) durchsetzt ist.

Das regelmässige Auftreten dieses eigenthümlichen Apicalapparates spricht dafür, dass wir es hier nicht mit einem zufälligen oder unwesentlichen Speciescharakter zu thun haben, sondern mit einem Gebilde, welches für die Gruppe, bei der es ausschliesslich vorkommt, eine bestimmte Aufgabe, die nur dieser Gruppe eignet, zu erfüllen habe. Welche Aufgabe dies ist? ich vermuthe, dass der Apex ein specielles Anheftungsorgan sei, und dass die Anheftung in der Entwicklungsgeschichte gerade dieser betreffenden systematischen Gruppe eine Rolle spiele. Welche? das werden erst weitere entwicklungsgeschichtliche Studien lehren müssen, vielleicht dient sie als Vorstadium bei der Copulation.

Plasma aus der Geisselspalte. Amöboidalplasma. Pseudopodien. Bei Zellen von *Podolampas bipes*, die ich einige Zeit lebend unter Deckglas hielt, habe ich sehr häufig Gelegenheit gehabt zu beobachten, dass die Zelle ihre gewöhnliche Bewegung durch Geisseln einstellte, und dass dafür eine, oft längere Zeit an-

---

1) Vergl. Schütt „Studien über die Zelle", Fig. 59, 2 Apx, Taf. 20

dauernde, ruckweise Bewegung eintrat. Die Geisseln standen dabei still oder wurden überhaupt nicht gesehen. Diese ruckweise Bewegung konnte ich mir früher nicht erklären; jetzt bin ich geneigt, sie auf die vorhin beschriebenen, aus den Poren hervorgesponnenen Fäden zurückzuführen.

Auf das Stadium der ruckweisen Bewegung folgt bei weiterer Objectträgerkultur ein Zustand des Sich-zur-Ruhe-Setzens. Aus der Geisselspalte tritt ein kleines Pfröpfchen von Körnerplasma hervor, das sich oft zu einem langen, relativ dicken Strange ausspinnt. Das Ende desselben setzt sich am Objectträger fest und verankert auf diese Weise die Zelle. Das Plasma macht dann amöboidale Kriechbewegungen, das Ende theilt sich in Lappen, diese verzweigen sich weiter und bilden dabei oft ein baumartig verästeltes System von Pseudopodien (vgl. Fig. 20, Taf. VII).

Die Regelmässigkeit, mit der diese Erscheinung auftrat, war auffallend, doch schrieb ich das ganze Verhalten als Krankheitserscheinung der ungünstigen Einwirkung der Deckglaskultur zu. Nach kurzer Zeit ging nämlich immer die Zelle ein, wie überhaupt alle Zellen der Peridineen unter Deckglas viel schneller als die meisten mir sonst bekannten Zellen absterben.

Wenn man nach den Gründen des Plasmaaustritts forscht, so könnte man daran denken, dass es ein Stadium des Absterbens der Zelle sei, das durch die schädlichen Bedingungen der Deckglaskultur hervorgerufen sei. Dem widersprechen aber gewisse Beobachtungen. Ein Beispiel dafür: Aus dem grossen mehrere Liter Inhalt fassenden Glas, in dem der Planktonfang vom Meere gebracht war, wurde mit der Pipette eine Wassermenge von ca. 1 ccm auf den Such-Objectträger gebracht und durchsucht. In dieser relativ grossen Wassermasse wurde die in Fig. 20, Taf. VII skizzirte Zelle von *Podolampas bipes* gefunden; die kaum eine Minute nachdem sie dahin gebracht war, schon den oben geschilderten, aus der Geisselspalte hervorgequollenen Plasmastrang zeigte, der sich auch schon zu einem Pseudopodienbaum verzweigt hatte.

Die schädigende Einwirkung einer langen Deckglaskultur fehlte hier, die Zelle befand sich in einer grossen Wassermasse, ohne Deckglasdruck, ohne Sauerstoffmangel. Auch steigende Concentration des Salzgehalts durch Verdunstung des Wassers, wie sie bei reinen Deckglaskulturen leicht eintritt, war noch vollkommen ausgeschlossen; auch die Temperaturerhöhung kann nur unbedeutend gewesen sein. Als Ursache können noch in Frage kommen: die

Bewegung der Wassermassen beim Aufpipettiren, die grössere Helligkeit, und vielleicht geringe Temperaturerhöhung. Das sind aber alles Verhältnisse, welche die Zellen anderer Pflanzen mit Leichtigkeit ertragen, und die man auch hier kaum als schädigende Agentien sondern nur als Reize gelten lassen möchte.

Die *Podolampas*zellen dürften hiernach besonders reizbar sein. Dieser Reiz kann, wenn er zu heftig wird, zum Tode führen; die Reizwirkung kann aber auch, und das ist an diesem Versuch besonders interessant, wenn jetzt die Zelle in Ruhe bleibt, rückgängig gemacht werden. Die Fig. 20—22 stellen diesen Process in aufeinanderfolgenden Stadien derselben Zelle dar. Die Pseudopodien wurden wieder eingezogen, und es blieb nur noch ein Strang mit einem amöboidal gelappten Ende übrig (Fig. 21, Taf. VII). Auch dieser wurde bald eingezogen und nur ein kleines Plasmaklümpchen erinnerte noch an das frühere Stadium (Fig. 22, Taf. VII); dann setzte die Zelle die Geissel, die vorher nicht gesehen wurde, wieder in Bewegung und schwamm davon.

Auf scheinbar geringe Reizursachen antwortet die *Podolampas*zelle demnach mit Austritt von Amöboidalplasma und von Pseudopodien. Bei längerer Dauer hört die Reizwirkung wieder auf, und die Zelle nimmt ihren normalen Zustand wieder ein.

Das eben von mir beschriebene Verhalten von *Podolampas* verbreitet Licht über ein früher[1]) von mir beschriebenes, wunderbares Verhalten von Zellen der Gattung *Ceratium*. An fixirtem Planktonmaterial findet man häufig, dass bei sämmtlichen Zellen von *Ceratium* hinter der Geisselspalte eine Portion körnigen Protoplasmas sitzt, welche aus der Geisselspalte beim Absterben hervorgequollen ist. Ich habe mir dieses Verhalten früher dadurch zu erklären versucht, dass ich annahm, dass ein Theil des Plasmas beim Absterben einer starken Quellung unterworfen sei, und dadurch einen Theil des Plasmas am Ort des geringsten Widerstandes auspresse. Dieser Process geht nicht bloss bei Einwirkung starker Reagentien vor sich, sondern wenige Minuten, nachdem man einen Ceratien enthaltenden Wassertropfen unter Deckglas gebracht hat, sieht man ihn häufig schon beginnen, auch wenn gar keine Reagentien zugesetzt wurden. Ich habe noch nicht nachweisen können, dass auch dieser Process bei so geringen Reizursachen, wie in dem oben erwähnten Fall von *Podolampas*, d. h. auf dem

1) Schütt „Studien etc.". p. 125 u. Fig. 40, 1—6, Taf. 10.

Such-Objectträger, in grosser Wassermasse, ohne Deckglas, vor sich gehen kann, und vor allem nicht, dass er wieder rückgängig gemacht werden kann, doch wird es mir immer wahrscheinlicher, dass wir es hier mit einem analogen Fall von Reizwirkung zu thun haben, der im normalen Verlauf vielleicht dazu bestimmt ist, die sonst frei bewegliche Zelle festzusetzen. Weiteren Untersuchungen ist die Entscheidung vorbehalten.

Directes Austreten von Pseudopodien. Bei dem aus der Geisselspalte von *Podolampas bipes* hervorgetretenen Plasma habe ich deutlich pseudopodiale Verzweigungen wahrnehmen können; ich habe dieselben ausser in Fig. 20, Taf. VII noch gezeichnet in meinen „Studien“ Fig. 56, 15—21, Taf. 19, für *Podolampas palmipes* Fig. 58, 7—8, Taf. 18, für *Blepharocysta striata* ebenda Fig. 59, 8—10, Taf. 20 und für *Blepharocysta splendor maris* Fig. 61, 3, Taf. 20. Viel interessanter würde es mir aber noch gewesen sein, Pseudopodien direct aus den kleinen Poren, mit denen die ganze Zelloberfläche übersäet ist, hervorgehen zu sehen; ich habe viel hiernach gesucht, aber mit wenig Erfolg. Die oben erwähnten Fäden, die aus den Poren von *Ceratium* und von *Podolampas* ausgesponnen wurden, schienen an der Spitze zarte pseudopodiale Verzweigung zu erlangen. Eine Zelle von *Ceratium tripos*, die ich auf dem Objectträger mit Gentianaviolett färbte, war bedeckt mit unzähligen, feinen, violetten Fäden, die in ähnlicher Weise aus den Poren hervorzukommen schienen wie die in Fig. 3, Taf. VI gezeichneten Fäden, die sich aber von jenen dadurch unterschieden, dass sie sich in kurzer Entfernung von ihrem Ursprungsort schon pseudopodial verzweigten, und dabei ein die Zelle locker umspinnendes Pseudopodiennetz bildeten. Aehnliche Bilder habe ich auch noch bei anderen Zellen gefunden. Ich zweifelte anfangs nicht daran, hier ein direct aus den Poren hervorgehendes Pseudopodiennetz vor mir zu haben, und halte auch jetzt noch daran fest, dass es so ist, doch sind mir nachträglich wieder Bedenken aufgestiegen, die mir eine weitere Verfolgung der Untersuchung als wünschenswerth erscheinen lassen. Man ist gerade bei diesen zarten Objecten, deren Wesen noch so wenig bekannt ist, gar zu leicht der Täuschung durch Fremdkörper unterworfen. Man möchte an Bakterien oder andere etwa schleimpilzähnliche Körper denken, doch glaube ich, dass wenigstens das erstere sicher ausgeschlossen ist. Auch ist der Fehler durch unorganisirte Bildungen zu fürchten z. B. ordnen sich die Fällungen, die die

Farbstoffe mit dem Meerwasser geben, wohl durch Capillarattraction bedingt, gern zu pseudopodienähnlichen Figuren an. Mit diesen darf keine Verwechselung eintreten. In den erwähnten Fällen glaube ich nicht, dass die Pseudopodialfiguren durch Fremdkörper erzeugt sind, doch führe ich die Beobachtungen der direct aus den Poren hervorgehenden Pseudopodien noch mit einer gewissen Reserve an, und behalte mir vor, weitere Versuche hierüber anzustellen.

Dass solche Pseudopodien sicher festgestellt werden können, daran zweifle ich persönlich nicht mehr. Eine Beobachtung, die ich in meinen „Studien“ schon erwähnte, deutet sogar darauf hin, dass dieser Vorgang nicht auf die gepanzerten Peridineen beschränkt ist. In Fig. 72, 4, Taf. 22 meiner „Studien über die Zelle“ zeichnete ich eine nackte Form, ein Cochlodinium, von der ein durch Hämatoxylin blau gefärbtes Pseudopodiennetz ausgeht. Wenn diese Beobachtungen durch weitere Versuche bestätigt werden, so gewinnen sie eine grosse Bedeutung für die Zellenlehre.

Extramembranöse Bläschen und Hautschichten.

Bläschen an nackten Stellen.

1. Bläschen an der Geisselspalte. Von grösstem Interesse für die hier bearbeitete Frage ist die Beobachtung von extramembranösen Bläschen und Häutchen. Es wurde oben schon erwähnt, dass bei Ceratien und anderen Peridineen, die einige Minuten unter Deckglas gehalten werden, aus der Geisselspalte Plasma hervortritt. Als Vorstadium dieses Processes ist das Auftreten von Bläschen zu erwähnen. Die an der Geisselspalte nackt zu Tage liegende Hautschicht des Plasmas hebt sich an einer kleinen Stelle empor, indem nach innen Wasser ausgeschieden wird. Das anfangs als kleiner Hügel erscheinende Bläschen wölbt sich mehr und mehr empor und rundet sich schliesslich zur Kugel ab. Auf das erste Bläschen können dann noch andere folgen. Das Auftreten von Bläschen, die nur aus einer ganz dünnen Plasmahautschicht mit wässriger Füllung bestehen, habe ich schon in meinen „Studien“ für eine Reihe von Arten beschrieben und abgebildet. Meine neueren Untersuchungen führten mich auch bezüglich dieser Gebilde einen Schritt weiter auf dem Wege zur Erklärung.

Dass es sich nicht um Desorganisationserscheinungen als Folge der zerstörenden Einwirkung scharfer Reagentien auf das Plasma handelt, stellten meine früheren Beobachtungen schon klar, da die damals beschriebenen Bilder ohne Anwendung von Reagentien durch einfaches Verweilen der Zellen unter Deckglas während einiger Minuten erhalten wurden. Diess liess schon vermuthen, dass es sich bei der Blasenbildung nur um die Reaction der Plasmahautschicht auf bestimmte milde Reizursachen handele. Als Reizursachen konnten nach den damaligen Versuchen auch noch ausser anderen ein Sauerstoffmangel und eine Concentrationssteigerung der umgebenden Salzlösung ins Auge gefasst werden. Diese beiden Factoren werden durch die neueren Beobachtungen eliminirt. Eine Zelle von *Ceratium furca*, die gleich nachdem sie in der oben beschriebenen Weise mit einer grösseren Wassermasse aus dem Transportgefäss auf den Such-Objectträger übertragen war, zeigte alsbald, nachdem sie aufgefunden, die charakteristischen Bläschen. Der mechanische Reiz beim Fangen und Uebertragen, die etwas grössere Lichtintensität beim Beobachten, und vielleicht geringe Temperaturerhöhung scheinen die einzigen Reizursachen zu sein, die hier noch in Betracht kommen können.

2. Bläschen am Apex. Auch die zweite nackte Stelle der Hautschicht, die Oeffnung der vorderen Körperspitze, des sog. Apex bei den *Ceratiinae* und *Podolampinae*, reagirt in ähnlicher Weise. Auch hier findet man nicht selten, wenn auch weniger häufig als an der Geisselspalte, dass ein feines mit Wasser gefülltes Bläschen der Plasmahautschicht hervortritt.

3. Bläschen an nackten Zellen. Nach dem Vorhergehenden ist anzunehmen, dass die Hautschicht der Peridineen die Fähigkeit hat, auf gewisse Reizursachen mit Blasenbildung zu reagiren. Dies wurde bestätigt durch Beobachtungen an nackten Zellen. In meinen „Studien über die Zelle“ habe ich dies schon erwähnt und in Fig. 86, 1, Taf. 25 eine Zelle von *Gymnodinium gleba* gezeichnet, bei der jener Process unter Deckglas vor sich ging. Die Zelle besitzt keine Membran. Die Plasmahautschicht, die normal den äusseren Abschluss der Zelle nach Aussen liefert, ist an zahlreichen Stellen in Form kleiner Bläschen, für die ich dort den Ausdruck „Pusteln“ einführte, emporgehoben.

4. Bläschen an Geisseln. Das erwähnte Verhalten der Hautschicht ist so wunderbar, weil es nur verständlich wird, wenn man der Hautschicht die Fähigkeit zuschreibt, auf allgemeine

Reizungen mit Blasenbildung an eng umschriebenen Stellen zu reagiren. Zu dieser Annahme nöthigt uns aber ausser dem oben erwähnten Verhalten der Hautschicht selbst, auch noch das Verhalten der Geisseln unter ähnlichen Verhältnissen. Die Geissel ist ein langes, dünnes, glasklares, fadenförmiges Anhangsgebilde der Hautschicht, aus der sie voraussichtlich hervorgeht, und mit der sie sowohl in Bezug auf chemische wie auf Organisationsverhältnisse am meisten übereinstimmen dürfte. Das Bild der Geisseln wird unter denselben Verhältnissen, unter denen die Hautschicht Pusteln bildet, leicht in folgender Weise geändert: Eine eng und scharf umschriebene Stelle der Geissel schwillt knotig an. Wenn nicht gleich, so wird doch sehr bald ein mit Wasser gefüllter Hohlraum sichtbar. Das Bläschen schwillt unter ausschliesslicher Vermehrung des wässrigen Inhalts zu so beträchtlichen Dimensionen an, dass die Wassermasse schliesslich nur noch von einer unmessbar feinen Plasmamasse überzogen ist. Die vorher einheitlich scheinende Geisselsubstanz muss sich also in zwei Schichten gespalten haben, zwischen welche durch die umschliessende Plasmaschicht, denn nur diese kann doch die Thätigkeit ausführen, mehr und mehr Wasser hineingepresst wird. Wenngleich die Pustelbildung an den Geisseln nicht so häufig zu beobachten ist, wie diejenige an der Hautschicht, so konnte ich doch schon in meinen „Studien über die Zelle" eine Reihe von Beispielen beschreiben und abbilden, die beweisen, dass der Vorgang sich bei den verschiedensten Gruppen der Peridineen findet, also den Geisseln der Peridineen ganz allgemein eignet.

Durch welche Ursachen dieser eigenthümliche Process eingeleitet wird, steht zur Zeit noch nicht fest; nur dass es dieselben Reizursachen sind, welche die Hautschicht zur Pustelbildung veranlasst, ist wohl schon mit Sicherheit anzunehmen. Durch welche Hülfsmittel die Blasenbildung in der Geisselsubstanz zu Wege gebracht wird, ist noch ganz räthselhaft. Dass vielleicht in der Bütschli'schen Schaumtheorie eine Erklärungsmöglichkeit für die Pustelbildung gegeben ist, habe ich in meinen „Studien"[1]) ausgeführt. An dieser Stelle interessirt mich der Vorgang nur in sofern als dadurch unzweifelhaft festgestellt ist, dass das hautschichtähnliche Plasma der Geisseln dieselben Bläschen (Pusteln) bildet, wie sie an den nackten Plasmastellen beobachtet wurden, und dass demnach diese Pusteln auch aus der Hautschicht selbst, also aus

1) Vergl. Schütt, l. c. p. 105.

Plasma und nicht etwa aus Gallerte oder anderen todten Ausscheidungsproducten des Plasmas gebildet sind. Dies giebt den Schlüssel zum Verständniss weiterer Beobachtungen.

Bläschen über der Membran.

Ganz ähnliche Bläschen, wie wir sie an den ganz nackten Zellen auftreten sahen, wie wir sie dann an den nackten Stellen behäuteter Zellen wiederfanden, und wie wir sie auch bei den Geisseln constatiren konnten, habe ich auch ausserhalb und über der Membran bei zahlreichen Individuen zahlreicher Arten von Peridineen auffinden können. Eine beträchtliche Anzahl solcher Fälle habe ich schon in meinen „Studien über die Zelle“ beschrieben und abgebildet; ich verweise deshalb auf jene Abhandlung und füge hier nur noch einige Ergänzungen hinzu.

Das Bild ist dasselbe wie bei den Zellen mit nackter Hautschicht. An scheinbar beliebigen Stellen der mit verdickter Membran bekleideten Zelloberfläche erheben sich die Bläschen als anfangs kleine Pustelchen, die nach und nach grösser werden. Gewöhnlich tritt nicht eine isolirte Pustel auf, wie in Fig. 13 *A*, Taf. VI, sondern zugleich mehrere, oder die ganze oder wenigstens ein Theil der Oberfläche ist mit kleinen Pusteln bedeckt. Fig. 25, Taf. VII, ein Umriss eines schiefen Durchschnitts von *Podolampas bipes* mit Zeichnung der Pusteln, erläutert dieses Verhalten.

Häutchen. Die Pusteln können sich abrunden und loslösen, sie können aber auch seitlich miteinander verschmelzen. In diesem Fall haben wir das Bild eines über mehr oder minder grosse Stellen der Membran ausgedehnten, dünnen Häutchens. Fig. 13—16 Taf. VI stellen aufeinanderfolgende Stadien derselben Zelle dar. In Fig. 13, Taf. VI findet sich an der Seite bei *A* eine Pustel, die sich bei Fig. 14, Taf. VI als ausgedehntes Häutchen von der Membran abgehoben hat. Das vorher turgescente Häutchen starb nach Zusatz von Gentianaviolett in Meerwasser ab und färbte sich violett. Gleichzeitig wurde die Turgescenz, wie zu erwarten stand, aufgehoben, das Häutchen fiel faltig zusammen. (*A* in Fig. 15, Taf. VI). Nach einiger Zeit war nicht nur an der mit *A* bezeichneten Stelle eine blau gefärbte Hautschicht sichtbar, sondern die ganze Zelloberfläche *B* sammt Stacheln und Geisseln war mit einer dünnen gefärbten Schicht überzogen. Bei der Bewegung, die durch Wasserzusatz zum Präparat verursacht wurde, löste sich ein Fetzen der

violetten Hautschicht von den Stacheln ab (*D* Fig. 16, Taf. VI), die jetzt unbedeckte Stelle der Membran (*E* in Fig. 16, Taf. VI) war nur wenig gefärbt. Dies war mir besonders interessant, weil dadurch ausser allen Zweifel gestellt wurde, dass auch die Stacheln und Flügelleisten von einer plasmatischen Hautschicht überzogen sein können. Auch die in Fig. 42, Taf. VIII dargestellte Zelle, die mit Formalin und Gentianaviolett behandelt war, war von einer violetten Schicht überzogen. In Fig. 28, 9, Taf. 7 und in Fig. 55, 6. Tafel 18 meiner „Studien" habe ich weitere Beispiele der Ausbildung ausgedehnter Plasmahäutchen über der Membran gezeichnet.

Substanz der Bläschen und Häutchen. Ich habe oben angenommen, das der Ueberzug plasmatischer Natur sei. Das Vorhandensein von Plasma über der Membran ist für die theoretische Auffassung so wichtig, dass es nöthig erscheint, die Grundlagen der Annahme sorgfältig zu prüfen. Da das extramembranöse Plasma, obwohl ich schon 1895 sein Vorkommen behauptete, auch heute noch als etwas wider die Regel der Zellenlehre Verstossendes erscheint, während andererseits Gallerthüllen bei zahlreichen Algen schon lange bekannt sind, so ist vor allen Dingen sicher zu stellen, dass keine Verwechselung mit diesen vorliegt.

Gegen den Gallertcharakter spricht nicht nur das früher beschriebene optische und chemische Verhalten, sondern auch das biologische, insbesondere die vollständige Gleichheit mit den an nackten Stellen namentlich den aus den Geisselspalten ausbrechenden Bläschen. Bestände die Schicht aus Gallerte, so könnten die Bläschen nur dadurch entstehen, dass vom Plasma aus zwischen Hautschicht und Gallerthülle Wasser ausgeschieden würde. An den Geisselspalten müsste die Hülle von den Geisseln durchbrochen sein; hier würde das von innen ausgepresste Wasser leicht entweichen können, blasige Auftreibungen der Hülle würden also hier am schwersten entstehen können. Namentlich spricht gegen den Gallertcharakter der Blasen die Gleichartigkeit des Verhaltens mit dem der blasigen Degenerationsproducte der Geissel selbst, die doch sicher aus Plasma und nicht aus Gallerte besteht.

Ferner spricht dagegen die Art des Auftretens der Bläschen über dem Panzer. Wäre hier eine Gallerthülle vorhanden, so könnte diese nur passiv, durch vom Plasma ausgeschiedenes Wasser, aufgetrieben werden, und man müsste dann erwarten, dass sie sich gleich von vornherein in Gestalt einer breiten zusammenhängenden Hülle abhebe, und nicht in Form kleiner, isolirter Pusteln, während

man bei einer plasmatischen Schicht wohl annehmen kann, dass sie nicht nur passiv gedehnt wird, sondern an eng umschriebenen Stellen activ thätig sein kann. Weiter spricht dagegen die Beobachtung, dass einzelne Bläschen sich vollständig loslösen und in isolirtem Zustand noch weiter schwellen können. Letztere Fähigkeit kann man wohl activ thätigem Plasma, aber unter den beobachteten Umständen nicht einer todten Gallerthülle zuschreiben.

Wie vorhin gezeigt wurde, sind die Blasen ähnlich turgescent, wie eine von grossem Saftraum erfüllte Zelle, und nach dem Absterben hört auch die Turgescenz ebenso auf und die Hülle fällt zusammen, wie wir dies bei Plasmaschläuchen gewohnt sind. Diesen Unterschied zwischen todt und lebend würde eine Gallertblase auch nicht zeigen.

Entstehungsgrund. Der eben erwähnte Parallelismus im Verhalten der Hautschichtblasen mit einem vollständigen Protoplasmaschlauch giebt einen Fingerzeig zum Verständniss des Zustandekommens der Blasen.

Die Turgescenz der Zellen kommt nicht dadurch zu Stande, dass das Plasma wie eine Druckpumpe Wasser in den Saftraum hineinpresst, sondern sie ist eine Wirkung von Stoffwechselproducten. Durch den Stoffwechsel werden osmotisch wirksame Körper in den Saftraum hinein ausgeschieden, und erst durch das in Folge dessen einströmende Wasser in den Saftraum wird der Plasmaschlauch passiv gedehnt. Es hat nichts Unwahrscheinliches an sich, der Hautschicht die Fähigkeit zuzuschreiben, osmotisch wirksame Stoffwechselproducte auszuscheiden. Die Regelung dieses Processes ist hier nur eine anomale, und dadurch entsteht das beschriebene Krankheitsbild. In dem normalen Verlauf werden die osmotisch wirksamen Stoffe nach innen, in den Saftraum hinein, abgeschieden. in dem krankhaften Verlauf tritt ein Abscheidungscentrum in der Hautschicht selbst auf, wie er bei den Geisseln im Inneren des Fadens auftritt, oder der Stoff wird zwischen Hautsschicht und Körnerplasma ausgeschieden und dadurch gewissermassen eine neue, anormale Vacuole geschaffen, die nur dadurch den nöthigen Platz gewinnen kann, dass sie die äussere Hautschicht blasenartig emportreibt.

Bei dieser Auffassung ist es auch leichter verständlich, dass schon verhältnissmässig geringfügige Reizursachen, die nach obigen Erwägungen allein als Grund übrig bleiben, die Bildung der Bläschen veranlassen sollen. Handelt es sich nicht um einen

analogielosen Ausnahmeprocess, sondern um einen nur anomal geleiteten Process, der, regelrecht geleitet, fortwährend im Plasma verläuft, d. h. um den im täglichen Stoffwechsel begründeten Process der Ausscheidung osmotisch wirksamer Substanzen, so ist es, wenn auch nicht erklärt, so doch verständlicher, dass schon geringe Reizursachen Grund der Abweichung sein können. Der geringen Ursache entspricht eine geringe Reizwirkung auf das Protoplasma, und dieser wieder eine geringe Abweichung der Plasmathätigkeit, deren Folgen sich in groben Veränderungen, eben den als auffallende Krankheit erscheinenden Blasen, merkbar machen.

Verbindung zwischen intra- und extramembranösem Plasma.

Ein Glied in der Kette der Beweismittel fehlt nun noch: der Nachweis der Verbindung des extramembranösen Plasmas mit dem inneren Plasma durch die Poren. Diese Verbindung wird wegen der Feinheit der Poren in den meisten Fällen schwer erkennbar sein, und ich habe viel vergeblich darnach gesucht. In den oben erwähnten Fällen des Ausspinnens extramembranöser Fäden konnte ich schon wegen der intensiven Färbung des Cytoplasmas die feinen Fäden, die in den Membranporen vermuthet wurden, nicht sehen. Bei längerem Suchen fand ich aber doch einige Belegstücke für das Vorkommen der Verbindungsfäden. Am meisten Aussicht auf klare Bilder der Fäden versprach das Suchen bei denjenigen Zellen, deren Plasma sich etwas von der Wand zurückgezogen hat. In den meisten Fällen zeigte sich freilich, dass das Plasma sich gleichmässig in der ganzen Ausdehnung von der Wand zurückgezogen hatte. Fig. 39, Taf. VIII zeigt aber die Abbildung eines Stückchens vom Rande einer Zelle von *Ceratium furca*, die mit Flemming'scher Lösung fixirt und in Glyceringelatine eingebettet war. Das Plasma hatte sich von der Wand zurückgezogen, hier aber in der Art, dass Verbindungsstränge von dem Hauptplasmakörper zu den Poren hinliefen. Dass auch in dem Porenkanal selbst ein Pfropf von Plasma steckte, liess sich bei den geringen Dimensionen der Poren und bei dem Mangel einer Färbung nicht mit absoluter Sicherheit entscheiden, ist aber schon aus dem Verlauf der Stränge zu entnehmen, da diese sonst schwerlich an den Poren haften würden.

Fig. 38, Taf. VIII zeigt ein ähnliches Verhalten einer Zelle von *Ceratium tripos*, von der nur ein Stückchen des Vorderhorns gezeichnet wurde. Die Zelle war mit Herrmann'scher Lösung fixirt, mit Safranin gefärbt und wurde in Xylol beobachtet. Das Plasma war geschrumpft, hatte sich von der Wand zurückgezogen und hing freischwebend in dem von der Membran gebildeten Hohlraum, wobei es durch zahlreiche Plasmafäden, die zwischen ihm und der Membran ausgespannt waren, in seiner Lage festgehalten wurde. Die Fäden gingen nach den Poren hin, und ich glaube auch ganz feine Verbindungsstränge durch die Membran hindurch verfolgt zu haben. Auf der Aussenseite schien den Verbindungsfäden noch ein kleines Knöpfchen aufzusitzen. Ein Blick auf die Zeichnung Fig. 38, Taf. VIII, die bei 2200facher Vergrösserung mit Zeiss' Immersion 2,0 und Ocular 12 entworfen wurde, zeigt auf das Beste, wie gering die Dimensionen der in Frage kommenden Gebilde sind, und wie schwierig demnach die sichere Feststellung derselben ist.

Die Membran von *Phalacroma doryphorum* ist mit kleinen Kreisen bedeckt. Ein kleiner Theil dieser Kreise erscheint im Wasser schwächer lichtbrechend als die übrigen. Die schwächer lichtbrechenden, die ziemlich gleichmässig zwischen den anderen vertheilt sind, habe ich schon früher[1]) für richtige Poren, die anderen für Tüpfel erklärt, wobei ich die letzteren wegen ihrer Aehnlichkeit mit den Poren als Poroiden bezeichnete. Fig. 17, Taf. VI zeigt ein Stückchen der Oberfläche dieser Art einer Zelle, die mit Gentianaviolett gefärbt war. Die Poren waren dunkler violett gefärbt, als die Poroiden. Dies deutet darauf hin, dass sie mit einem Plasmapfropf gefüllt waren, während die Poroiden, als verdünnte Stellen der Aussenseite, kein Plasma enthielten.

Diatomeen.

Morphologische Vergleichung der Membran der Peridineen mit der der Diatomeen und der Desmidiaceen.

Bei der zweifelhaften systematischen Stellung der Peridineen würden die bei den Peridineen gewonnenen Resultate von viel grösserem, weil allgemeinerem, Interesse sein, wenn sie nicht bloss

1) Schütt, Studien über die Zelle, p. 22.

auf die Peridineen beschränkt wären, sondern auch für andere Pflanzenfamilien Gültigkeit hätten. Es lag desshalb nahe, zu untersuchen, ob sich nicht wenigstens bei den nächstverwandten Gruppen ähnliche Verhältnisse vorfinden. In den Lehrbüchern der Botanik fehlen die Peridineen entweder noch ganz, oder sie nehmen doch eine ganz isolirte Stellung ein. Demgegenüber habe ich schon mehrfach auf die nahe systematische Verwandtschaft derselben zu den Diatomeen und dieser wieder zu den Desmidiaceen hingewiesen. Diese drei Familien möchte ich daher in erster Linie zum Vergleich heranziehen.

Bei allen drei Pflanzengruppen besitzt die Membran einen so eigenthümlichen und charakteristischen Bau, der von dem aller übrigen Pflanzen so stark abweicht, dass schon allein hierdurch die drei unter sich näher verwandt als irgend einer anderen Pflanzengruppe erscheinen, ja, sie stehen zu allen in einem gewissen, fast möchte ich sagen principiellen Gegensatz.

Es wird dies hauptsächlich bedingt durch die Zusammensetzung der Membran aus mehreren Stücken und die daraus sich ergebenden Consequenzen. Während sonst der Regel nach die Pflanzenzelle mit einer sackartigen, überall geschlossenen, aus einem Stück bestehenden Hülle umgeben ist, besteht die Membran dieser drei Gruppen aus mehreren Stücken, die nur übereinandergeschoben oder miteinander verfalzt oder verkittet sind. Die Membran erhält dadurch gegenüber der sackartigen der übrigen Pflanzen den Charakter eines aus Platten zusammengesetzten Panzers. Es wäre darum nicht unangebracht, die drei Gruppen unter dem Namen „Placophyten“ zusammenzufassen, und den übrigen Pflanzen als „Saccophyten“ gegenüberzustellen.

Jeder Panzer besteht der Hauptsache nach aus zwei Stücken, den „Schalen“, deren Ränder sich decken. Zu diesen kommt dann noch, bei den Peridineen und den Diatomeen gewöhnlich, bei den Desmidiaceen bisweilen, ein drittes Stück, welches als „Gürtelband“ zwischen die beiden Schalen eingeschaltet wird. Jede der drei Plattengruppen kann sich dann noch in mehrere Stücke gliedern. Bei den Diatomeen gliedert sich der Regel nach das Gürtelband in zwei mit den Rändern übereinander geschobene Ringe, bei den Peridineen in mehrere seitlich mit Falzen übereinandergreifende Stücke. In nicht seltenen Fällen gliedern sich die Platten dann noch weiter in eine kleinere oder grössere Anzahl Unterplatten.

Auch der feinere Bau der Membran weist bei den drei Gruppen grosse Aehnlichkeit auf. Wenden wir uns zuerst zum Bau der Membran der Diatomeen.

Membran.

Centrifugale Wandverdickung.

Das Meiste, was oben von den Membranverdickungen der Peridineen gesagt wurde, gilt auch ohne weiteres für die der Diatomeen. Auch hier ist an der Membran eine Grundlamelle zu erkennen, die durch localisirtes Dickenwachsthum versteift wird. Die Verdickungen sind zum Theil auf der Innenseite, also centripetal, angelegt, zum Theil dagegen sitzen sie auf der Aussenseite, sind also centrifugal entstanden. Die centrifugalen überwiegen die inneren so sehr, dass die letzteren fast als Ausnahme von der Regel aufgefasst werden.

Die Verdickungen nehmen auch ganz ähnliche aber meist noch regelmässigere Formen an als bei den Peridineen. Gewöhnlich bilden die Verdickungen Leisten, die zu Leistensystemen zusammentreten. Als einfachste Form können wir auch hier die der parallelen Leistenzüge bezeichnen. Diese Gruppirung der Leisten ist bei Diatomeen noch viel häufiger als bei den Peridineen. Die vorhandene Diatomeenliteratur, z. B. die Tafelwerke von Van Heurck und von Adolf Schmidt, sowie die von mir gegebene Uebersicht der Diatomeen in Engler-Prantl's „Natürliche Pflanzenfamilien" giebt, für diese wie für die weiter zu besprechenden Structurverhältnisse genügendes Abbildungsmaterial. Noch häufiger als die parallele Anordnung kommt die netzartige Verbindung der Leisten vor. Es entsteht hier wie dort eine Areolenstructur, indem polygonale oder abgerundete Stellen der Grundmembran von allen Seiten von einem Wall von Leisten umgeben sind (Tüpfel). Es finden sich auch hier ähnlich grobe Areolen wie bei den Peridineen, aber seltener; meistens ist die Areolirung viel feiner; sehr häufig werden die Areolen poroid.

Gehöfte Tüpfel. Konnten wir die Areolen und Poroiden der Peridineen als Tüpfel bezeichnen, die sich von den Tüpfeln der verdickten Membranen in den Dauergeweben der Phanerogamen nicht unterscheiden, so geben uns die Diatomeenmembranen dasselbe Recht. Wir finden hier sogar ein morphologisches Gegenstück zu den gehöften Tüpfeln der Gefässe der höchsten Pflanzen. Für manche

Formen weiss man nämlich schon längere Zeit, dass die Areolenwand an ihrer oberen Kante wieder in die perikline Richtung umbiegt, und dadurch eine unvollständige, der Grundlamelle parallele Wand bildet. Die Areole wird dadurch zu einer durch einen kleinen Porus nach aussen geöffneten kleinen Kammer, sie wiederholt damit das Bild eines gehöften Tüpfels, soweit dieser einer der beiden Zellen, die den ganzen Tüpfel bilden, angehört, und unterscheidet sich von dem gewöhnlichen halben gehöften Tüpfel der Tracheen und Tracheïden wesentlich dadurch, dass sich der Porus nach aussen, bei letzterem dagegen nach innen öffnet.

So extreme Fälle von Dickenwachsthum wie die extrem grossen Flügelleisten mancher Peridineen sind bei den Diatomeen nicht bekannt, doch kommen auch hier flügelleistenähnliche Bildungen vor, und namentlich, was Stachelbildungen anbetrifft, finden wir hier viel auffälligere Vertreter.

Erklärung des centrifugalen Dickenwachsthums. Bezüglich der Erklärung des centrifugalen Dickenwachsthums können wir im wesentlichen auf das bei Besprechung der Peridineen Gesagte verweisen, denn diese Erklärung stösst hier auf dieselben Schwierigkeiten wie dort. Nehmen wir an, dass nur das innerhalb der Membran befindliche Cytoplasma das centrifugale Dickenwachsthum der Membran zu besorgen hat, so muss man auch hier von der Appositionstheorie von vornherein Abstand nehmen. Aber auch für die Intussusceptiontheorie ist die Sache nicht leichter als bei den Peridineen. Ich muss gestehen, dass ich mich auch vor Auffindung der bei den Peridineen gegebenen Erklärung nie davon überzeugen konnte, dass das complicirte Dickenwachsthum auf der Aussenseite der Membran, von dem Innenplasma aus geleitet, durch Intussusception zu Stande kommen könne. Es wäre meiner Meinung nach auch hier nur möglich bei der Annahme, dass auch die schon beträchtlich verdickte Membran, so lange sie auf der Aussenseite weiter wächst, selbst lebend wäre, also Plasmacharakter besässe, und zu dieser Annahme kann ich mich nicht bequemen. Die Unmöglichkeit, mir auf diese Weise das Wachsthum zu erklären, veranlasste mich auch hier eine neue Erklärung zu suchen, und ich fand dieselbe ebenso wie bei den Peridineen mit dem Vorhandensein der Poren verknüpft.

Tüpfel und Poren. Bei den Diatomeen finden sich ganz allgemein neben den Leisten noch kleine Punkte, die durchaus an die oben beschriebenen Porenpunkte der Peridineen erinnern. Ein

Theil dieser Punkte lässt sich bei starken Vergrösserungen noch in kleinste Areolen auflösen, ein anderer Theil bleibt auch bei stärksten Vergrösserungen noch punktförmig. Auch darin zeigt sich die Aehnlichkeit mit den Peridineen, dass diese Punkte bei manchen Arten ohne erkennbare Leistenbildung über die Membran zerstreut sind, bei anderen dagegen mit deutlich ausgesprochener Areolenbildung verbunden sind. In diesem Fall finden sie sich in der Grundmembran der Areolen (der Schliesshaut des Tüpfels), und zwar auch hier, wie bei den Peridineen, gewöhnlich in der Einzahl. In seltneren Fällen bedeckt eine grössere Anzahl von Punkten den Boden der Areolen.

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass die Leistenbildung hier denselben Zweck hat, wie bei den Peridineen, d. h. in erster Linie dazu bestimmt ist, die nöthige Membranfestigkeit bei geringstem Materialverbrauch zu geben. Dass daneben auch hier die Erleichterung der Diffusion durch Schaffung einer möglichst grossen Oberfläche mit unverdickter Membran eine Rolle spielt, ist sehr wahrscheinlich. Zweifel existiren nur noch über das Wesen und den Zweck der feinen Punkte.

Poren.

Ueber die Membranstructur der Diatomeen existirt schon eine beträchtliche Anzahl zum Theil sehr subtil ausgeführter, eingehender Untersuchungen, trotzdem ist man hierüber weder zu einem befriedigenden Abschluss noch überhaupt zu einer Uebereinstimmung der Meinungen gekommen. Der Grund liegt in der ausserordentlich geringen Grösse der fraglichen Gebilde, die selbst bei Anwendung der stärksten optischen Hülfsmittel zum Theil noch an der Grenze der Sichtbarkeit und selbst jenseits derselben liegen, und darum schwer mit absoluter Sicherheit entschieden werden können.

Eine der ersten feineren Untersuchungen war die von Flögel[1]), der von in Gummi eingebetteten Schalen von *Pleurosigma* sehr feine Querschnitte anfertigte und aus deren Betrachtung schloss, dass die Membran aus einer doppelten Schicht bestehe, welche durch senkrechte Wände von einander getrennt seien. Die senkrechten Wände sind nach Fl. so angeordnet, dass sechseckig-poly-

1) Structur der Zellwand in der Gattung *Pleurosigma* im Achiv f. Mikr. Anatomie v. M. Schultze, Bd. VI, 1870, p. 472 u. f.

gonale Hohlräume oder Kammern entstehen. Die Kammern reihen sich so aneinander wie die Kammern einer Bienenwabe. Die Waben sind nach innen und aussen vollkommen geschlossen.

Auch A. Weiss[1]) erklärte die Waben für zusammengesetzt aus einer Schicht kleiner Kammern. Er fasste aber diese Kammern als kleine Zellen auf und hielt demgemäss die Diatomeen für mehrzellige Pflanzen.

Otto Müller[2]) widerlegte den Irrthum von Weiss, dass die Diatomeen vielzellige Pflanzen seien und bestätigte dagegen die Entdeckung von Flögel in so weit, als auch er eine doppelte Membranschicht annimmt, deren innere dem Zellkörper anliegt, während die äussere mit ihr durch ein System von netzartig miteinander verbundenen Leisten verbunden ist. Im Gegensatz zu Flögel spricht er aber den kleinen Pleurosigmakämmerchen eine Oeffnung nach aussen zu. Mit Recht wählt er zur Entscheidung der Frage nicht die fein structurirten Schalen von *Pleurosigma* sondern die grobareolirten von *Triceratium favus*, und findet hier deutlich die Membran aus Kämmerchen zusammengesetzt, deren Aussenwände je mit einem grossen runden Loch versehen sind. In der nach innen liegenden, den eigentlichen Abschluss gegen das Plasma bildenden Membranlamelle fand er keine Durchbrechungen.

Flögel hatte die Diatomeenschalen in Gummi eingebettet und nach dem Eintrocknen geschnitten; Müller wandte hauptsächlich Bruchstücke von Schalen in verschiedenen Einschlussmedien an. Prinz u. van Ermenghem[3]) suchten auf einem neuen Wege zum Ziel zu kommen. Ausgehend von dem Gedanken, dass es unmöglich sei „nach den bisher angewandten Methoden der Einbettung von Diatomeen in Gummi oder ähnliche Stoffe enthaltende Körper genügend dünne unverletzte Querschnitte zu erhalten“, wandten sie Material an, welches die Diatomeen in einem natürlichen festen Einbettungsmittel birgt. Sie stellten aus Cementstein von Jütland sehr dünne, nach der einen Seite hin keilförmig verdünnte Schliffe her, und wiesen an diesen nach, dass wenigstens bei einigen Diatomeen mit Sicherheit Oeffnungen auf der Innenseite

1) Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften zu Wien, 1871.

2) Ueber den feineren Bau der Zellwand der Bacillariaceen im Archiv f. Anat. u. Physiol. v. Reichert u. Du Bois-Reymond, 1871, p. 619 u. f.

3) Recherches sur la structure de quelques Diatomées contenues dans le „Cementstein“ du Jutland in Annales de la soc. belge de microsc. tom. VIII, 1883. Ref. im botan. Centralblatt 1884, p. 65 u. f.

der Kieselschale existiren. „Die Beweise für die Durchlöcherung der Schalen an der Stelle der sogenannten Augenflecke in der Mitte der Maschen von *Coscinodiscus oculus Iridis* werden auf verschiedene Weise geführt. 1. Durch Beobachtung der Schalen in verschiedenen, theils schwächer, theils stärker, wie die Kieselerde der Diatomeen, lichtbrechenden Medien. 2. Durch Beobachtung von Bruchstücken. 3. Durch directe Beobachtung der Querschnitte bei sehr gelungenen Dünnschliffen. 4. Im braunen Moler von Fuur sind die Diatomeen oft innen mit Schwefelkies angefüllt, welcher, wie sich an Querschnitten beobachten lässt, vom Inneren der Schalen aus in die Maschen eindringt". Als Resultat der Beobachtungen gewannen P. u. E. die Ansicht, dass jede Masche nach innen durch ein Loch geöffnet sei.

Einer der competentesten Diatomeenkenner, Grunow[1]), erhob nun gegen die Durchbrechung seine Stimme. Er giebt zwar zu, dass durch die Untersuchungen von Prinz und van Ermenghem zwar die Durchbrechung der Alveolen der Diatomeen aus den Moleren von Jütland und aus dem Londonclay mit aller Sicherheit bewiesen sei, dass diese Durchbrechung aber erst während des Versteinerungsprocesses entstanden sei, da während desselben schwach alkalische Einflüsse auf die Membranen eingewirkt hätten, durch die die schwachen Schliessmembranen der Alveolen aufgelöst seien. „Er glaubt, dass die Alveolen unten und oben durch zarte Membranen geschlossen sind".

1895 sprach ich mich zu der Porenfrage aus. Ich hatte mich nicht davon überzeugen können, dass Grunow's Gründe gegen das Vorhandensein von Membrandurchbrechungen zwingend seien, da mich das Studium des optischen Verhaltens frischer Membranen belehrte, dass auch bei den frischen, unverletzten Membranen wirkliche Durchbrechungen vorhanden seien. In meiner Ansicht wurde ich noch dadurch bedeutend bestärkt, dass ich bei den Peridineen die gleichen Verhältnisse antraf, und dass ich hier gar nicht umhin konnte, die fraglichen Bilder für wirkliche Durchbrechungen der Membran zu halten, und ich habe dieser Ansicht auch in meinen „Studien über die Zellen der Peridineen"[2]) so weit es dort thunlich war, Ausdruck gegeben. Nach einem Vergleich der grossen Aehnlichkeit in der Zusammensetzung der Diatomeen-

1) Botan. Centralbl.. Bd. XVII, 1884, p. 67.

2) Ergebn. d. Plankton-Exped. Bd. IV, M. a. A., p. 30.

membran mit der der Peridineen, sagte ich dort: „Der Aehnlichkeit in der Panzerzusammensetzung ist diejenige der Membranverdickung anzuschliessen. Bei beiden Gruppen finden wir eine unbewegliche Membran mit ganz ähnlichen Structurverhältnissen, die bei beiden durch das sonst sehr seltene centrifugale, locale Dickenwachsthum erzeugt werden. Diese centrifugalen Membranverstärkungen bilden bei beiden Gruppen Leistenzüge, die sich netzartig verflechten oder parallel laufen oder unregelmässige Züge bilden. Die Leisten vereinigen sich mit Vorliebe zu sechseckigen Areolen, ausserdem kommen bei beiden runde, porenähnliche, verdünnte Areolen (Poroiden) vor. Besonders interessant ist es, dass auch die Nadelstich-Poren bei beiden Gruppen vorkommen und zwar an denselben Stellen: Eine Durchmusterung der mit bewunderungswürdiger Genauigkeit und Sorgfalt ausgeführten Diatomeenzeichnungen von Adolf Schmidt zeigt in der Mitte jeder grösseren Areole einen ganz kleinen Kreis oder Punkt, den ich nicht anders deuten kann, als das Homologon des Porus, wie ich ihn oben für die Peridineen charakterisirt habe.

Noch weiter: Bei Schmidt findet man einige Figuren mit besonders grossen Areolenflächen, in denen mehrere kleine Poren gezeichnet sind. Die dürften den vielporigen Areolen von *Protoceratium* entsprechen.

So weitgehende Aehnlichkeit im morphologischen Verhalten lässt auch auf Aehnlichkeit der physiologischen Verhältnisse schliessen. Ich sehe darum auch die oben erwähnten Punkte in den Areolen der Diatomeenmembran als echte Poren, d. h. Durchbrechungen der Membran an. Die Diatomeenzellen werden also ebenso wie die Peridineenzellen übersäet sein mit einer grossen Anzahl feiner Wanddurchbrechungen, die bei beiden eine unmittelbare Communication des Plasmas mit der Aussenwelt vermitteln, eine Sache, die morphologisch wie physiologisch, wie auch namentlich systematisch von der grössten Wichtigkeit ist".

Ueber die Function der Poren der Diatomeenmembran sprach ich mich schon in demselben Werk aus, indem ich sagte[1]: „Es wäre interessant zu erforschen, ob dieses Dickenwachsthum der Diatomeenmembran sich ebenso wie bei bei den Peridineen auf die Thätigkeit eines extramembranösen Plasmaschlauchs zurückführen lässt. Die Schwierigkeiten sind bei den Diatomeen dieselben wie

1) Schütt, Studien über die Zellen, p. 131.

bei den Peridineen, aber die Grundlagen der Erkenntniss liegen dafür auch ähnlich. Direct gesehen ist dieser Schlauch bei den Diatomeen nicht, doch spricht die Aehnlichkeit der Structur auch für Aehnlichkeit der physiologischen Verhältnisse. Ohne die Annahme des äusseren Schlauchs lässt sich die Entstehung der auf die Aussenfläche der Membran aufgesetzten und centrifugal wachsenden Verdickungsleisten, die sich in ähnlicher Weise, wenn auch weniger stark wie bei den Peridineen, compliciren, ebenso wenig erklären wie bei den Peridineen; nur ist die Schwierigkeit nicht so auffällig, weil die Verdickungsleisten, getrennt vom Cytoplasma, nicht so monströs stark hinauswachsen. Aber im Princip ist die Sache doch nicht viel anders, denn dass ein so „verwickelter Fall centrifugaler Wandverdickung", wie ihn Müller für *Triceratium Favus* beschrieben, durch die Grundmembran vollständig vom Plasma getrennt, nach aussen hervorwachsen soll, ist auch nicht viel wahrscheinlicher als das Wachsthum der Flügelleisten von *Ornithocercus splendidus*, wenn auch die Wandverdickungen der Diatomeen nicht so gross sind wie die der Peridineen. Besonders schwerwiegend ist es, dass in der Diatomeenmembran dieselben feinen Pünktchen gefunden werden, die ich nicht anstehe, hier ebenso gut für Durchbrechungen zu halten, wie bei den Peridineen. Diese Poren dürften auch denselben Zweck haben, wie bei den Peridineen, nämlich das Innenplasma direct mit der Aussenwelt zu verbinden. Dass das Plasma durch diese feinen Poren direct nach aussen vortreten soll, klingt etwas absonderlich, doch verliert sich viel von dem Wunderbaren, wenn man bedenkt, dass in Wirklichkeit schon in der Naht Durchbrechungen der Membran vorhanden sind, und ferner, dass nachgewiesen ist, dass durch diese das Plasma wirklich mit der Aussenwelt in directer Verbindung steht.

Die Annahme der extramembranösen Plasmaschicht, die ihrerseits wieder eine gallertartige Aussenschicht besitzt, macht das Zustandekommen des centrifugalen Dickenwachsthums ebenso leicht verständlich, wie bei den Peridineen. Morphologische Schwierigkeiten liegen weiter nicht vor, als dass die Schicht nicht direct gesehen ist, doch darf uns dies bei der Schwierigkeit des Objectes nicht wundern; ich halte es darum nur für eine Frage der Zeit, dass die extramembranöse Plasmaschicht bei den Diatomeen direct gefunden wird".

Noch in demselben Jahre, in dem der Schluss meines erwähnten Buches gedruckt wurde, erhielt ich in P. Hauptfleisch

einen Bundesgenossen in meiner Ansicht, dass die Poren Durchbrechungen der Membran seien und zum Durchtritt von Plasma bestimmt seien. Hauptfleisch fand bei Untersuchungen über die Ortsbewegung der Diatomeen[1]) dass bei *Amphicyma alata*, *Amphiprora quarnerensis* und *Amphiprora Pocornyana* die Bewegung zurückzuführen sei auf eine mit Plasma gefüllte kanalartige Raphe, von welcher durch kleine Kanäle nach aussen Plasmafädchen hindurchgehen, die auf der Aussenseite in kleine Knöpfchen enden. Ebensolche Protoplasmaknöpfchen sollen auch an den Bewegungskanten der Nitzschieen hervorgestreckt werden. Auch die Querriefen von *Brebissonia Boeckii* deutet er als Reihen feiner Poren „mit darin steckenden Plasmafädchen". Auch an den Bewegungskanten von *Pinnularia viridis* sollen Plasmafäden, die er als „Knöpfchen" gesehen hat, austreten und die Bewegung bewirken.

Otto Müller[2]) hat die Raphe der Diatomeen einer sehr sorgfältigen Untersuchung unterzogen, und schreibt ihr einen für verschiedene Gruppen etwas verschiedenen aber immer sehr complicirten Bau zu, von dem hier nur das erwähnt werden soll, dass es im Grunde dabei immer auf eine spaltartige Durchbrechung der Membran hinauskommt, durch welche Plasma des Zellinneren mit der Zellumgebung communiciren kann. Den Behauptungen von Hauptfleisch dagegen widerspricht er, indem er die von jenem gefundenen Plasmaknöpfchen über der Naht als nicht aus dem Zellplasma hervorgegangene Fremdkörper deutet. Insbesondere wendet er sich gegen die Behauptung der Plasmafortsätze an den Längskanten der Pinnularien. „Durch Abtasten des Zellkörpers mittels der Einstellungsebene", sagt er III p. 58, „kann man auch bei Pinnularien in der Gürtelbandlage feststellen, dass, abgesehen von gelegentlicher Anheftung von Bacillen an anderen Theilen der Zellhaut, meistens die Raphe mit den Fremdkörpern besetzt ist." „Geknöpfte Fortsätze, wie sie Hauptfleisch darstellt, habe ich an den Längskanten von *Pinnularia viridis* oder *major* nicht wahrgenommen, wenn ich derartige Körper sah, hafteten sie an der Raphe. Soweit

---

1) P. Hauptfleisch, „Die Ortsbewegung der Bacillariaceen" in „Mittheil. d. naturwissenschaftl. Vereins f. Neu-Vorpommern u. Rügen, 27. Jahrg., 1895."

2) „Die Ortsbewegung der Bacillariaceen." Berichte der Deutsch. Botan. Gesellsch., I, 1893. p. 571; II, 1894, p. 136; III, 1896, p. 54; IV, 1896, p. 111, V, 1897, p. 70.

ich P. Hauptfleisch's Zeichnung beurtheilen kann, halte ich die dargestellten Fortsätze für Fremdkörper der vorher besprochenen Art". „So gröbliche Cilien müssten auch, meines Erachtens, an der lebenden Zelle in Thätigkeit gesehen werden können. Wie dem aber auch sei, wenn der Brechungszustand dieser Fortsätze als Gegengrund angeführt werden sollte, so ist zweifellos der Brechungsindex der verkieselten Membran ein solcher, dass Poren, durch die so kräftige Fortsätze hindurchtreten können, unter allen Umständen sichtbar sein müssen. Die gesammte Zellhaut über den Riefenkammern, welche von den Längskanten rechtwinklig geschnitten werden, finde ich aber durchaus frei von Durchbrechungen irgend welcher Art."

Otto Müller scheint demnach auf seiner schon 1871[1]) vertretenen Ansicht, dass die Diatomeenschalen ausser der Raphe keine weiteren Durchbrechungen besitzen, auch jetzt noch zu beharren; demgegenüber blieb auch ich auf meinem zuerst 1895 öffentlich geäusserten Standpunkt, dass die Schalen siebartig durchlöchert sind, feststehen. Die Ansicht eines so erfahrenen Diatomeenkenners, wie Otto Müller es ist, ist nicht durch einfache Negirung von der Hand zu weisen. In meiner nächsten Publication, in Engler's Handbuch, konnte ich natürlich weiter nichts thun, als meinen Standpunkt zu präcisiren, ohne die Gründe dafür anzugeben. Es mag mir aber hier gestattet sein, auf einige Punkte in Otto Müllers eigener Hauptabhandlung hinzuweisen, die für meine Ansicht sprechen. Der Membran von *Pleurosigma scalprum* schrieb Otto Müller (l. c. 1871) den Charakter der offenen Kammerigkeit zu, den Müller damals zuerst kennen lehrte. Sie bestand demnach aus der Grundmembran mit areolären Verdickungsleisten, die sich nach aussen verbreitern, so dass dadurch die Membran beinahe aber nicht vollständig verschlossen ist. Sie bildet damit das, was ich oben mit den gehöften Tüpfeln mit äusserem Porus verglich. Die Schliessmembranen dieser gehöften Tüpfel sollen nach Müller undurchbrochen sein. In Fig. 1b, Taf. XV seiner citirten Abhandlung zeichnet Otto Müller durch die Mitte jeder Schliessmembran einen feinen antiklinen Strich, den ich als Verbindungskanal zwischen Tüpfelraum und Innenraum der Zelle deuten möchte. Das beweist zwar nicht objectiv das Vorhandensein dieses Kanals, aber es spricht doch dafür, dass ein sehr zuverlässiger Beobachter

1) „Ueber den feineren Bau etc.", l. c.

den Eindruck feiner Verbindungen nach Innen gehabt hat, die er als getreuer Zeichner auch wiedergegeben hat, wenngleich er theoretisch von dem Gegentheil überzeugt war.

Ein zweites Zeugniss liefert der schöne Müller'sche Ueberfluthungsversuch. Müller führt, und mit Recht, an, dass beim Ueberfluthen einer Pleurosigmaschale mit Canadabalsam der dicke Balsam in glatter Folge die Kammern der Membran, eine nach der andern, fülle, was nur möglich sei, wenn die Flögel'sche Ansicht der Geschlossenheit der Kammern nach aussen nicht richtig sei. Dieser Versuch beweist aber noch mehr als was Müller daraus schliesst: nämlich dass die Kammern nach innen eine Oeffnung haben müssen, denn wenn der überfluthende, dicke Balsam vor die kleine Oeffnung der Kammer (den äusseren Porus des gehöften Tüpfels) tritt, so wird die darin befindliche Luft ihm den Eintritt versperren, wenn sie nicht nach der anderen Seite entweichen kann. Man betrachte das Müller'sche Querschnittsbild der Pleurosigmamembran (l. c. 1871. Fig. 1b, Taf. XV) und wird sofort überzeugt sein, dass in diese Kammern allenfalls der dünnflüssige Alkohol sich eindrängen kann, dass aber dicker Balsam an der engen Oeffnung der Luft alsbald den Ausgang versperren muss. Wenn aber der von der einen Seite vordringende Balsam, trotz seiner Dickflüssigkeit sich durch die kleine Oeffnung in die Hohlform ergiesst, und diese ausfüllt, so müssen Luftpfeifen vorhanden sein, die der Luft den Ausgang nach der anderen Seite gestatten, die Grundmembran muss also durchlöchert sein.

Meine eigenen Beobachtungen sowohl, wie auch die theoretischen Erwägungen machten mich so fest überzeugt von der Richtigkeit meiner Ansicht, dass die bekannten kleinen Punkte wirkliche Poren, also Durchbrechungen der Membran seien, dass ich mich 1896 berechtigt glaubte, diese Ansicht ohne Klausel in meine Bearbeitung der Diatomeen in Engler-Prantl's „Natürliche Pflanzenfamilien" als Lehrsatz aufzunehmen und durch eine in p. 40, Zeile 15 gegebene schematische Querschnittsansicht der Membran zu illustriren, obwohl ich mir nicht verhehlte, dass die Sache doch immerhin noch controvers sei. Aber warum controvers? weil die Verhältnisse bei den Diatomeen so klein sind, dass sie auch mit den besten optischen Hülfsmitteln nicht mit absoluter Sicherheit entschieden werden können. Wie wäre es möglich, dass eine einfache, optisch zu beobachtende Thatsache nach 30jährigem Streit noch nicht definitiv entschieden ist, wenn die Sache nicht an der

Grenze der Sichtbarkeit läge, oder noch darüber hinausginge[1]). Es scheint mir deshalb dringend nothwendig, bei der Entscheidung der Frage sich nicht mehr auf den optischen Befund allein zu verlassen, sondern auch aus anderen Gebieten Gründe zur Entscheidung heranzuziehen.

Als einen der ersten habe ich schon die Vergleichung mit anderen Gruppen, die ähnliche aber leichter sichtbare Verhältnisse haben, oben ins Feld geführt und speciell den Vergleich mit den Peridineen. Dieser giebt so genau übereinstimmende Verhältnisse, dass auch angenommen werden muss, dass, wie das optische Bild, so auch die wirkliche morphologische Grundlage und das physiologische Verhalten bei beiden Gruppen gleichartig sei. Daraus ergiebt sich der Wahrscheinlichkeitssatz, dass die Membran der Diatomeen ebenso wie die der Peridineen siebartig durchbrochen sei, und weiter dass die Poren auch zu demselben Zweck dienen, nämlich dem: Plasma hindurchzulassen und somit eine stetige Verbindung des Innenplasmas mit der Aussenseite zu ermöglichen. Es ist dann ferner wahrscheinlich, dass dieses nach aussen geleitete Plasma auch ähnliche Functionen habe wie bei den Peridineen, also in erster Linie dem centrifugalen Dickenwachsthum zu dienen habe.

Weitere Stützen dieser Sätze lassen sich gewinnen durch das Studium gewisser biologischer und damit in Verbindung stehender morphologischer Verhältnisse bestimmter Diatomeen z. B. von *Cyclotella socialis*.

Fadenbüschel.

Bei einer kleinen Planktondiatomee des Süsswassers, die ich *Cyclotella socialis* nenne, fand ich ein eigenthümliches Büschel von Membranfäden die für die hier behandelte Frage Interesse bieten. Die Form der Zelle ähnelt der eines Steines im Damenspiel (Gürtelbandansicht: Fig. 37, Taf. VIII; Schalenansicht: Fig. 40,

---

1) Jetzt, zwischen Abschluss und Druck des Manuskripts, erhalte ich noch eine sehr erwünschte Unterstützung in meiner Ansicht. Otto Müller stellte durch eine soeben erschienene (Ber. d. D. Botan. Gesellsch. 1899, p. 386 u. f.) sehr feine optische Untersuchung der Membran mehrerer Diatomeen fest, dass die „Poren" wirkliche Durchbrechungen der Membran sind, und er nimmt auch an, dass diese Poren zum Durchtritt von Plasma bestimmt sind. Er stellt sich in diesem Punkte jetzt also ganz auf den von mir schon 1895 öffentlich vertretenen Standpunkt.

Taf. VIII). Die Schalenoberfläche ist mit Leisten bedeckt, die auf einem grossen centralen Feld zu rundlichen radiärstrahlig angeordneten Tüpfeln zusammentreten, am Rande aber einen Kranz von radialen Strahlen bilden. In der Mitte jedes Tüpfels ist bei geeigneter Einstellung noch ein feiner Punkt, der Porus, zu erkennen (in der Reproduction undeutlich).

Kolonie. Nach der Zelltheilung wird der unmittelbare Zusammenhang der Zellen aufgegeben, sie bleiben aber noch einige Zeit benachbart. Später treten sie weiter auseinander, bis ein bestimmter Normalabstand erreicht ist. Auf diese Weise entsteht eine besondere Art von Ketten, bei der sich die einzelnen Zellen nicht unmittelbar berühren, sondern wie an einer unsichtbaren Schnur lose aufgereiht erscheinen, die ihrerseits korkzieherartig gewunden ist. In vielen Fällen findet sich nur ein Schraubenumgang mit geringer Steigung, der, da er sich unter dem Mikroskop meist horizontal lagert, gewöhnlich als Kreis oder als Theil eines Kreises erscheint. Grössere Ketten zerbrechen meist in mehrere Stücke, die sich gegeneinander verschieben, aber doch soweit in Zusammenhang bleiben, dass sie eine rundliche Kolonie bilden.

Der Zusammenhalt der Zellen zu einer Kolonie und die specielle Anordnung in derselben ist nur möglich, wenn etwas vorhanden ist, was die Zellen nach der Zelltheilung gegeneinander verschiebt und was sie dann in der damit gegebenen Stellung festhält. Diese Aufgabe des materiellen Bindemittels der Zellen in der Kolonie übernehmen sehr feine und sehr lange Fäden, die von der Oberfläche der Zellen auswachsen. Ursprungsstellen dieser Fäden sind sowohl die Schalen wie die Gürtelbänder, sie entstehen aber nicht gleichmässig auf der ganzen Fläche der Schalen- oder Gürtelbandplatten, sondern nur über einem mehr oder minder ausgedehnten Theil derselben, während andere Theile derselben Platten ganz frei davon sind. Die Ursprungsstellen der Fäden werden nicht durch die Zelle an sich bedingt, sondern durch ihren Zusammenhang zur Kolonie: sie entstehen nämlich immer an den Seiten der Zelle, die einer anderen Zelle benachbart ist. Die Fäden laufen entweder parallel oder, und das ist die Regel, sie strahlen mit schwacher Divergenz auseinander. Die meisten der Fadenbüschel wenden sich dem Innenraum der Kolonie zu, hier kommen in Folge dessen so viele Fäden zusammen, dass sie sich dicht durcheinander flechten und dadurch den Zusammenhalt der Kolonie bedingen. Ob sie bei gegenseitiger Berührung miteinander verwachsen, habe

ich nicht festgestellt, die Festigkeit des Zusammenhalts spricht aber dafür.

Substanz der Fäden. Die erste Frage ist die nach der Substanz der Fäden, insbesondere fragt es sich, ob sie ins Gebiet der Membranwucherungen gehören oder ob es plasmatische oder krystallinische Bildungen sind. Als steife, gerade Linien haben sie grosse Aehnlichkeit mit feinsten Krystallnadeln, da sie aber nach Einwirkung von Alkohol, von Essigsäure 1%, von verdünnter Salzsäure, erhalten blieben, und auch rauchende Salzsäure sie nicht zum Verschwinden brachte, so dürften damit die allenfalls in Frage kommenden Krystallbildungen ausgeschlossen sein. Jod in Jodkalium färbt die Fadenmasse etwas gelblich, doch schien es mir unsicher zu sein, ob die Fäden selbst oder zwischen ihnen liegende Substanzen den gelblichen Schein verursachten. Durch Eau de Javelle schienen sie nicht angegriffen zu werden. Nach zwölfstündiger Einwirkung von 20% Kalilauge waren die Fäden noch zu erkennen. Safranin und Hämatoxylin färbten sie nicht merklich. Hiernach dürften Eiweisskrystalle und plasmatische Gebilde ausgeschlossen sein.

Nach Einwirkung von Jod und conc. Schwefelsäure waren sie verschwunden. In reiner concentrirter Schwefelsäure verschwanden sie und waren auch nach dem Ersetzen der Schwefelsäure durch Wasser nicht mehr zu erkennen. Durch Chlorzinkjod, welches die plasmatischen Theile intensiv gelb und daneben liegende Cellulosemembranen blauviolett färbte, wurden sie nicht gefärbt. Sie sind in dieser Lösung nur mit Mühe zu erkennen, werden aber nach dem Verdrängen der Chlorzinkjodlösung durch Wasser wieder deutlich, sie müssen also einen der stark lichtbrechenden Chlorzinkjodlösung nahestehenden Berechnungsindex haben, aus normaler Cellulose können sie aber nicht bestehen.

In Wasser und in Lösung von Kaliumacetat sind sie sehr deutlich. In Glycerin und in Glyceringelatine sind sie noch deutlich. Je stärker lichtbrechend die Medien sind, in denen sie sich befinden, um so undeutlicher werden sie. In Styrax, das viel stärker lichtbrechend ist als die Diatomeenschalen und darum als besonders gutes Medium zur Beobachtung derselben dient, sind sie fast unsichtbar; sie müssen also eine stärkere Lichtbrechung haben, als die verkieselten Diatomeenschalen. Auf dem Deckglas geglüht verschwinden sie, wie es scheint, spurlos, sie bestehen also nicht aus Kieselsäure oder stark mit Kieselsäure im-

prägnirter Substanz; dadurch unterscheiden sie sich wesentlich von der Membran, aus der sie hervorwachsen, denn diese bleibt beim Glühen erhalten.

Zwischen gekreuzten Nicols mit Gypsplättchen Roth I. Ordnung untersucht, schienen sie mir bei der ersten Beobachtung keine Doppelbrechung zu besitzen; wegen der ungemeinen Feinheit der Fäden war aber die Reaction unsicher. Später, als ich meine Aufmerksamkeit mehr auf die ganzen Büschel als auf die einzelnen Fäden richtete, fand ich, dass ein Theil der Büschel im rothen Gesichtsfeld einen gelben Schimmer besass, während andere Büschel, deren Richtung senkrecht zu der des ersten war, einen blauen Schein hatten, die dazwischen liegenden dagegen die rothe Grundfarbe nicht änderten. Hiernach muss ich den Fäden doch eine, wenn auch vielleicht nur geringe, Doppelbrechung zuschreiben; wie gross dieselbe ist, lässt sich schwer ermessen, da die übermässige Feinheit der Fäden die Wirkung der Doppelbrechung natürlich beeinträchtigt. Es könnte schon ziemlich starke Doppelbrechung vorhanden sein, und doch könnte bei so geringem Durchmesser der Fäden die Wirkung nicht am einzelnen Faden merkbar sein, und erst bei der Zusammenhäufung derselben zum Bündel hervortreten.

Fasse ich die Resultate der Reactionen zusammen, so komme ich zu dem Schluss, dass die Fäden weder aus Krystallen, noch aus Plasma, noch aus reiner Cellulose, noch aus der verkieselten Diatomeen-Membransubstanz bestehen, dass sie aber wohl aus einer der Cellulosemodificationen, welche durch Jod nicht gebläut werden, gebildet sein kann. Solche Cellulosemodificationen finden sich bei Thallophyten in der Membran der Pilze und der Diatomeen; da sie sich von der letzteren durch die Verbrennlichkeit und von beiden durch den hohen Brechungsindex unterscheidet, so müsste noch eine dritte Modification angenommen werden.

Entstehung. Wie können diese Fäden entstehen? das war die Frage, die mich im Interesse meiner Theorie besonders berührte. Würden sie von der Oberfläche nackter Zellen ausgesponnen, so würden sie an dieser Stelle kaum Erwähnung verdienen, aber sie entstehen an Zellen, die mit stark verdickter Kieselmembran umhüllt sind. Fig. 40, Taf. VIII zeigt die starke Leistenverdickung der Schale. Fig. 37 derselben Tafel belehrt uns weiter, dass sie nicht etwa unmittelbar nach der Zelltheilung aus der nackten Plasmaoberfläche mit der Membran zugleich aus-

geschieden werden, sondern erst an der fertig gebildeten Membran entstehen. Bei der Zelltheilung der Diatomeen werden die Theilungsflächen schon innerhalb der umschliessenden Gürtelbänder mit neuen Schalen bekleidet. Wenn sich die Zellen trennen, sind sie schon vollkommen mit verdickter Membran bekleidet. Die in der oben citirten Fig. 37, Taf. VIII dargestellte Kolonie bestand aus paarweise genäherten Zellen; jedes Paar war das Product der Zelltheilung einer Zelle. Die Tochterzellen haben sich schon etwas von einander entfernt, die jungen Schalen müssen also längst fertig ausgebildet sein; nackte Stellen können an ihnen nicht mehr existiren, und dennoch sieht man an ihnen noch keine Fasern. An den weiter von einander entfernten Zellen sind sie vorhanden, sie entstehen also erst längere Zeit nach der Zelltheilung und nehmen ihren Ursprung von der verdickten Membran.

Extramembranöses Plasma.

Die Entstehung der Fäden ist auf einen sehr eigenthümlichen und ungewöhnlichen Wachsthumsprocess zurückzuführen. Man könnte in erster Linie vermuthen, dass sie nach Art der Membranstacheln entständen, dem widerspricht aber, ausser anderen später zu erwähnenden Gründen, schon die Verschiedenheit in der Substanz der Fäden und der Membran. Weiter könnte man vermuthen, dass sie von der Hautschicht des Cytoplasmas ausgeschieden und durch die Poren der Membran hindurchgepresst würden, oder schliesslich, dass sie von einer extramembranösen Plasmaschicht ausgebildet würden. Die letzte Annahme schien mir, der ich das Vorhandensein des extramembranösen Plasmas theoretisch forderte, die grösste Wahrscheinlichkeit zu haben; sie würde fast zur Gewissheit werden, wenn sich Plasma ausserhalb der Membran sicher nachweisen liesse. Meine Versuche wurden von Erfolg begleitet; ich will desshalb einige der dabei erhaltenen Präparate skizziren.

Loser Zusammenhang mit der Membran. An der in Fig. 37, Taf. VIII gezeichneten Kolonie hatte an der mit *A* markirten Stelle eine Zelle gestanden, die beim Vorbereiten zum Präparat verloren ging. Die Stelle, wo sie gestanden hatte, war aber trotzdem genau erkennbar; und zwar an den von ihr ausstrahlenden Fäden, die im Zusammenhang mit der Kolonie geblieben waren, während sie sich von der Oberfläche der Zelle

getrennt hatte. Solcher Beispiele habe ich eine ganze Anzahl gesehen. Immer trennen sich die Fäden von der Zelle, zu der sie gehören, nie von der Kolonie; und zwar trennen sie sich so dicht an der Zelle ab, dass das Ende der Fäden meist genau die Lage der Zelle reconstruiren lässt. Dies widerspricht sowohl dem Entstehen der Fäden nach Art der Stacheln, als auch dem durch Auspressen durch die Poren, denn in beiden Fällen wäre anzunehmen, dass der Zusammenhang der Fäden mit der Membran so fest sei, dass sie sich eher von der Kolonie als von ihrer Ursprungsstelle trennen würden. Würde die Trennung der Fäden durch Abbrechen bewirkt, so wäre es nicht wahrscheinlich, dass dieses so glatt vor sich gehen würde; und selbst, wenn der die Loslösung bewirkende Stoss so geführt wäre, dass alle Fäden einer Seite, z. B. bei *a*, glatt abbrächen, so würden die in senkrechter Richtung bei *b* verlaufenden Fäden um so weniger glatt abbrechen, vielmehr eher aus dem Zusammenhang mit den gleichgerichteten Fäden der Nachbarzelle gelöst werden. Diese glatte Trennung von der Membran ist dagegen der naturgemässe Vorgang, wenn die Fäden nicht von der Membran direct ausgehen, sondern von einer extramembranösen Plasmaschicht.

Nachweis der Plasmaschicht.

1. Knötchen an den Fäden. Fig. 19, Taf. VII, stellt eine bei sehr starker Vergrösserung aufgenommene Stelle einer Kolonie dar, an welcher auch eine Zelle ausgebrochen ist, während alle Fäden erhalten sind. Es wurden nur die zu einer Zelle gehörenden Fäden gezeichnet. An der Stelle, wo sich die Fäden von der Zelle abgelöst haben, befindet sich eine Menge kleiner Körnchen, die durch Hämatoxylin blau gefärbt wurden. Diese Körnchen sind meiner Meinung nach ein Rest der extramembranösen Plasmaschicht, welche sich als Mutterschicht der Fäden dadurch zu erkennen giebt, dass sie in Zusammenhang mit diesen blieb, während sie sich von der unter ihr lagernden Zellmembran trennte. Auch Fig. 23, Taf. VII stellt den Körnerkranz einer Zelle und das aus ihm hervorgehende Fadenbüschel dar; auch hier ist die Zelle selbst herausgefallen. Eine andere Stelle vom Rande einer Kolonie von *Cyclotella socialis* zeigt Fig. 24, Taf. VII. Die kleinen Körnchen bilden hier eine Platte, von der ein Bündel paralleler Fäden seinen Ursprung nimmt. Die Form der zugehörigen Zelle ist nicht

erkennbar, doch ist an der Grösse und der geraden Richtung der Platte ersichtlich, dass sie der Schalenseite angesessen hatte. Derartige Knötchenbildungen mit anhaftenden Fäden kann man beim Präpariren von Kolonien von *Cyclotella socialis* leicht in grösserer Anzahl erhalten.

Knötchen an der Membran. Schwieriger als an den von der Zelle abgerissenen Fäden sind die Knötchen an der Membran selbst zu erkennen, weil die stark lichtbrechenden Membranstructuren einerseits und das mit den Körnern gleichzeitig gefärbte Innenplasma die Beobachtung erschwert, doch sind sie auch hier unter günstigen Beobachtungsverhältnissen sichtbar. Fig. 34 stellt den mit Safranin gefärbten Körnerkranz vom Schalenrande einer in Glyceringelatine eingebetteten Zelle zum Theil dar. Bei den sehr geringen Dimensionen sind hier leicht optische Täuschungen durch die kräftigen Membranstructuren des Schalenrandes möglich; da jedoch die Körner in Glyceringelatine bei Beobachtung im vollen Strahlenkegel des Abbe'schen Beleuchtungsapparates deutlich sind, so ist die Täuschung durch Membranstructuren nicht mehr wahrscheinlich, denn der Brechungsindex der Glyceringelatine nähert sich so sehr der der Kieselmembran, dass die Structuren derselben fast verschwinden und vollends bei der gewählten Beleuchtung gegen das reine Farbenbild zurücktreten.

Gestielte Knöpfchen. Einen weiteren Schritt zur Erkenntniss des Zusammenhangs der betreffenden Gebilde liessen die in Fig. 28 und 30 dargestellten Präparate machen. Auch hier wurden nur der Zellumriss und die daran hängenden Körnerbildungen gezeichnet. Es ist dies ein selteneres Vorkommen, bei dem die erwähnten Knöpfchen nicht, wie gewöhnlich, der Membran fest anlagen, aber durch feine Fäden mit der Membran verbunden waren. Die durch Hämatoxylin kräftig blau gefärbten Knötchen sind meiner Meinung nach die Erzeuger der früher erwähnten Membranfäden, und die feinen Stiele der Knötchen sind die durch die Poren hindurchgehenden Verbindungsfäden, welche den dauernden Zusammenhang des extramembranösen mit dem intramembranösen Plasma herstellen.

Die Entstehung der geschilderten Gebilde erkläre ich mir folgendermassen: Durch die Poren wird ein feiner Plasmafaden nach aussen geschickt. Ueber der Porenmündung, geschützt von den Membranleisten häuft sich ein kleines Plasmaklümpchen an, dieses spinnt die feinen Membranfäden aus (vgl. das normale Bild Fig. 37,

Taf. VIII). Wenn eine Zelle einer Kolonie einseitigen Druck erleidet, wie dies beim Uebertragen auf den Objectträger leicht vorkommen kann, so äussert sich dieser als Zug auf die Anheftungsstelle der Fäden. Werden dadurch die feinen Plasmaverbindungen in den Poren etwas gedehnt, so entstehen Bilder, wie sie Fig. 30 und 31, Taf. VII zeigen. Bei stärkerem Druck reissen die Plasmafäden ab, und die Plasmaklumpen bleiben mit ihrem Product, den Membranfäden, in Zusammenhang, während die Zelle herausfällt (Fig. 19 und 23, Taf. VII).

Pusteln. Als besondere Form des extramembranösen Plasmas führte ich bei Besprechung der Peridineen die Bläschen oder Pusteln an, die in extremen Fällen in grosse, ganze Flächen deckende Häutchen übergehen. Bei den Peridineen konnte ich die Entstehung der Pusteln oft direct an lebenden Zellen verfolgen. Auch bei *Cyclotella socialis* habe ich ähnliche Pusteln gesehen, freilich nur an fixirten nicht an lebenden Zellen. In Fig. 29, Taf. VII habe ich den Umriss einer Zelle in Schalenansicht mit daran hängenden Anhangsgebilden gezeichnet. Der Rand der Zelle ist ziemlich dicht besetzt mit kleinen halbkugeligen Bläschen, die ich mit denen der Peridineen vergleichen möchte, wenngleich ich mir nicht verhehle, dass es noch weiterer Studien bedarf, um ihre Natur und ihre Entstehung aufzuklären. Fig. 28, Taf. VII giebt den Zellumriss in reiner, und Fig. 26, Taf. VII in etwas geneigter Gürtelbandansicht. In beiden Fällen finden sich Stellen, die mit den kleinen Bläschen besetzt sind, und zwar ist es in 25 eine Schalenseite, in 26 eine Gürtelbandseite. Die Zellen waren mit Alkohol fixirt, und wurden vor der Beobachtung in Wasser übertragen. Andere Zellen, die in Kaliumcetat übertragen waren, hatten noch grössere Pusteln (Fig. 35, Taf. VII), dafür war die Zahl derselben kleiner. Es scheint demnach, dass unter dem aufquellenden Einfluss der Kaliumacetatlösung mehrere Pusteln zu einer grösseren verschmolzen worden sind.

Pseudopodien und Schleim. Bei der Färbung von Kolonien von *Cyclotella socialis* mit Hamatoxylin Delafield und auch mit Safranin werden die Plasmamassen der Zellen intensiv, die Fäden dagegen wenig oder gar nicht gefärbt. Demnach sollte die Färbung auf die Zellkörper der Kolonie beschränkt sein, das war aber nicht der Fall, vielmehr hatte die ganze Kolonie eine leichte Färbung angenommen. Ich führe diese zurück auf kleine und kleinste Körnchen, die zwischen die Fäden eingestreut waren. Die Ver-

theilung der Körnchen war nicht gleichmässig, sie war an bestimmte aber schwer erkennbare und noch schwerer definirbare Richtungen gebunden. Stellenweise bildeten die Körnchen Anhäufungen, während sie an anderen Stellen ganz zu fehlen schienen. Die feinsten Körnchen schienen von einer ungefärbten oder sehr schwach gefärbten Grundmasse zusammengehalten zu werden. Diese meist strangartigen Körnchenconglomerate waren so locker durch die Fäden geflochten, dass das Ganze etwas Spinnengewebartiges erhielt.

Aufmerksam geworden durch die Auffindung von Pseudopodien bei Peridineen und auf der Suche nach extramembranösem Plasma, hielt ich es nicht für unwahrscheinlich, dass dieses Spinnengewebe Pseudopodien-Plasma sei, doch war zu bedenken, dass in die Kolonien leicht Fremdkörper hineinkommen können, und dass selbst durch den Farbstoff leicht Täuschungen entstehen können, da, wie ich früher schon erwähnte, die Farblösungen unter Umständen pseudopodienähnliche Fällungsproducte geben. Die Möglichkeit des Irrthums durch solche Kunstproducte liess sich durch Beobachtung von Kolonien ausschliessen, die aus der alkoholischen Fixirungslösung direct in Wasser übertragen waren. Die grösseren Körnchen fanden sich auch hier, wenn auch weniger deutlich, und selbst die feinsten, spinnengewebartigen, die Fadenbüschel durchziehenden Massen liessen sich mit einiger Mühe wiederfinden. Dadurch war die Täuschung durch Farbstoffproducte ausgeschlossen. Die meisten anderen Fremdkörper, selbst die Bakterien, an die man zuerst denken müsste, sind durch die Feinheit der Gebilde ausgeschlossen. Es ist zwar nicht zu leugnen, dass einzelne Bakterien in den Kolonien nisten können, und ich halte es nicht für ausgeschlossen, dass die relativ grossen Körner in den Kolonien Bakterien sein mögen, bei den kleinsten Zwischenlagerungen ist dieses, glaube ich, ausgeschlossen.

Da die sich kreuzenden Fäden der Fadenbüschel und die zu vielen übereinander liegenden Theile der fraglichen Zwischenmassen ein genaues Studium innerhalb der Kolonie nicht ermöglichten, so suchte ich an Zellen, die am Rande der Kolonie lagen, und durch die Präparation etwas aus dem Zusammenhang gelöst waren, Sicherheit über diese Verhältnisse zu erlangen. In Fig. 28 gebe ich den Umriss einer Zelle von *Cyclotella socialis* in Gürtelbandansicht, in Fig. 33 einen solchen in Schalenansicht. An der Oberfläche beider mit Hämatoxylin Delafield gefärbter Zellen finden sich kleine unregelmässig vertheilte Protuberanzen von dunkelblauen Körnchen;

einzelne derselben laufen in lange, ungleiche, mit Neigung zur Verzweigung versehene, pseudopodienähnliche Stränge aus. Fig. 32 zeigt den Rand einer dritten ebenso behandelten Zelle, von der eine korkzieherartig gewundene Faden-Protuberanz ausgeht.

Um Täuschungen durch Farbstoff-Kunstproducte auszuschliessen, untersuchte ich andere Kolonien, die direct aus der alkoholischen Fixirungslösung in Wasser übertragen waren, und fand auch hier die Protuberanzen wieder. Die Körnchen waren dann natürlich weniger deutlich. Die dabei erhaltenen Bilder würde ich, wenn ich nicht die intensive Färbbarkeit einzelner Theilchen dieser Protuberanzen von anderen Präparaten schon kennte, als Schleimabsonderungen ansehen, so aber kann ich nicht umhin, auch hier protoplasmatische Grundmassen zu vermuthen, die sich selbst wahrscheinlich in Schleimmassen eingebettet haben. In Fig. 26, 27 und 29, Taf. VII habe ich solche Protuberanzen aus ungefärbten, in Wasser liegenden Präparaten gezeichnet; bei dem Mangel an Färbung ist hier nicht zu sagen, was davon Schleim und was Plasma ist.

Ein Präparat möchte ich noch besonders erwähnen, weil es die pseudopodienartige Verzweigung der Protuberanzen besonders schön zeigte. In Fig. 35, Taf. VII habe ich die Umrisse von drei verschieden gestellten Zellen vom Rande einer Kolonie von *Cyclotella socialis*, die aus der alkoholischen Fixirungslösung direct in Kaliumacetatlösung übertragen war, skizzirt. In der Linie „*A*—*B*“ sind die dichter übereinanderliegenden und sich gegenseitig deckenden Schleim- und Plasmazwischenmassen angedeutet. Von den aus dem Koloniezusammenhang herausgedrängten Zellen gehen Stränge aus, die sich verzweigen, untereinander und mit denen der Nachbarzellen und weiter mit den Strangmassen der Gesammtkolonie anastomosiren. Die Verzweigungen bildeten ein räumlich reichverzweigtes Netz, das in der Ebene der Zeichnung nur unvollkommen dargestellt werden konnte.

Dass es sich bei diesen Pseudopodien um wirkliches Protoplasma handelt, und dass dieses von der Oberfläche der *Cyclotella*-zellen selbst seinen Ursprung nimmt, kann ich unter Berücksichtigung der oben beschriebenen Beobachtungen nicht mehr für zweifelhaft halten, und ich glaube auch nicht fehl zu gehen, wenn ich annehme, dass ein ähnliches plasmatisches Pseudopodiennetz die Fäden der Fadenbüschel im Innern der Kolonie umspinnen.

Bei der Würdigung dieser bei *Cyclotella socialis* aufgefundenen Verhältnisse ist noch zu berücksichtigen, dass die Gattung *Cyclotella*

zu den *Centricae*[1]) gehört, denen jede Andeutung einer grösseren Membranspalte, sei es in Form einer Raphe oder einer Pseudoraphe fehlt. Den einzigen Weg, der hier dem Plasma die Möglichkeit zum Hervortreten aus der Zelle giebt, bilden die feinen Poren der Membran.

Koloniebildung. Wenn ich die bei *Cyclotella socialis* gemachten Beobachtungen zusammenfasse, so komme ich zu folgender Vorstellung von dem Zustandekommen der Koloniebildung. Von dem ersten Anfang derselben, wie er sich bei der Auxosporenbildung einstellt, will ich absehen, weil ich ihn noch nicht kenne. Da die Auxosporenbildung sehr selten ist, und die Kolonien keine übermässig grosse Zahl von Zellen zu enthalten pflegen, so werden die meisten Kolonien wohl der Abtrennung einzelner Zellen von einer grösseren Kolonie ihren Ursprung verdanken. Ich habe ganz kurze, nur aus wenigen Zellen bestehende Zellfäden gefunden, die ich als Anfangsstadien neuer Kolonien ansehe. Wenn eine dieser Zellen sich theilt, so trennen sich die beiden Tochterzellen nach Ausbildung der neuen Schalen. Da die neuen Schalen nicht miteinander verwachsen, so würde durch jede äussere Einwirkung z. B. Wasserströmung etc. ein vollständiges Auseinanderfallen der Zellen bewirkt werden, wenn nicht durch die von den Gürtelbändern ausgehenden Fadenbüschel ein loser Zusammenhang bewirkt würde. Vielleicht spielt auch extramembranöses Plasma hierbei, insbesondere bei den allerersten Anfängen der Koloniebildung, eine Rolle. Aus den Poren der jungen Membranen dringt Plasma hervor und bewirkt, sich über die Schalenfläche verbreitend, das localisirte Dickenwachsthum der Membran und erhebt sich dann in Form von Pseudopodien oder Strängen oder Fäden. Wo sich solche Plasmafäden, die von verschiedenen Zellen kommen, berühren, verschmelzen sie miteinander und wandeln sich ihrer Hauptmasse nach in die membranartige Substanz der Fadenbündel um oder scheiden diese aus. Durch weiteres Ausscheiden neuer Fadensubstanz von der plasmatischen, an der Membran gelegenen Ursprungsstelle werden die Fäden verlängert, und dadurch die Zellen weiter auseinander geschoben. Wenn diese von den Schalen kommenden Fäden allein wirken würden, so müssten gerade Ketten entstehen, da aber die von den Gürtelbändern ausgehenden Fäden an den Spitzen zusammenhängen, so müssen die Zellen, wenn sie auseinander

---

1) Vergl. Engler-Prantl „Natürliche Pflanzenfamilien“ I. 1 b. p. 57.

geschoben werden, einen Kreisbogen beschreiben. Wenn die Enden des Bogens sich so weit genähert haben, dass sie sich mit den beiderseitigen Fadenenden berühren, so wirken diese auf die Endzellen in derselben Weise abstossend, wie bei den ursprünglich benachbarten Zellen: die Endzellen werden aus der Ebene herausgedrängt, aus dem Kreis wird die Schraube. Aber auch diese kann nicht dauernd bestehen, denn da alle Zellen mittelst der von den Gürtelbändern kommenden Fäden im Centrum zusammenhängen, so müssen sich die Zellen bei weitergehender Theilung schliesslich nach der Peripherie einer Kugel anordnen. Der Durchmesser dieser Kugel wird durch die Länge der Fäden bestimmt. Da die Zellen der Regel nach bis auf eine gewisse Normalentfernung auseinandergeschoben werden, so hat auch nur eine bestimmte Anzahl von Zellen in der Kugelperipherie Platz. Wenn diese Normalzahl in der Kolonie erreicht ist, so werden bei weiterer Zelltheilung einzelne Zellen oder Zellengruppen aus der Peripherie heraustreten müssen, um den nöthigen Platz zu erhalten. Diese herausgedrängten Enden werden in loserem Zusammenhang mit der Kolonie stehen, sie werden in Folge dessen auch leichter durch äussere Einwirkungen losgelöst werden, und geben damit Veranlassung zur Bildung neuer Kolonien. Dies würde das normale Bild der Koloniebildung sein. Unregelmässigkeiten in der Zelltheilung, in der Ausbildung der Fäden u. s. w. sorgen dafür, dass das reine Bild modificirt wird, Kreis und Schraube kommen recht häufig in ziemlich reiner Form zur Anschauung, die bei grosser Individuenzahl normale Kugelform wird jedoch durchweg modificirt zu einem mehr oder minder rundlichen Conglomerat, dessen Peripherie von den Zellkörpern eingenommen wird.

Dem extramembranösen Plasma würden hier demnach eine ganze Reihe verschiedener Functionen zuzuschreiben sein: Vermittelung des centrifugalen Dickenwachsthums der Membran, Auskundschaftung der Richtungen, wo sich benachbarte Zellen finden, Ausscheidung von Fadenbüscheln in diesen Richtungen, Verschiebung der Zellen auf den Normalabstand durch Weiterspinnen der Fäden. Dazu dürfte als weitere Function noch die Betheiligung am Stoffwechselprocess kommen. Der von Fadenbüscheln gebildete Raum giebt ein geschütztes Nest für das Pseudopodialplasma ab, das in dieser Ausbreitung besonders geeignet ist für die Aufnahme der im Wasser nur in geringen Mengen vorhandenen Kohlensäure und der Stickstoffsalze.

Indirecte Beweise für die Thätigkeit des extramembranösen Plasmas.

Verkittung.

Es finden sich bei den Diatomeen eine Reihe von biologisch eigenthümlichen Vorgängen, die indirect für die Thätigkeit des Plasmas an der Aussenseite der Membran zeugen. Dahin gehört u. a. die Verkittung von Membranen verschiedener Diatomeenzellen. Vielfach haften verschiedene Zellen mit einzelnen Stellen ihrer Schalen aneinander. Der Zusammenhalt kann durch verschiedene Mittel bedingt werden. Diese lassen sich in zwei Gruppen ordnen: entweder ist der Zusammenhalt bedingt durch die Form der Schalen (Verzapfung etc.) oder durch einen Klebstoff. Als Klebstoff dienen häufig gallertartige Substanzen in Form dicker Polster u. s. w.; oder aber die verbundenen Membranstellen scheinen unmittelbar ohne Zwischenlagerung einer Substanz miteinander verwachsen zu sein. Auf diesen letzten Fall möchte ich den Namen „Verkittung“ beschränken. Eine derartige Verkittung findet sich bei den meisten *Melosira*-Arten, bei den Hörnern von *Chaetoceras* u. s. w. Wenn vorher getrennte Membranen miteinander verwachsen sollen, so ist das wohl nur denkbar durch Zwischenlagerung eines Bindemittels, welches mit der Membransubstanz identisch oder ihr wenigstens sehr ähnlich ist. Wie diese Substanz an die Aussenseite der Membran gelangt, das ist die Frage. Dass sie in gelöster und diffusibler Form von der Plasmahautschicht ausgeschieden wird, durch die Membran hindurchdiffundirt, und draussen unlöslich wird und dabei als fester zusammenhängender Körper niedergeschlagen wird, der noch dazu die Fähigkeit hat, beim Festwerden mit dem von der Nachbarzelle kommenden gleichen Körper zu verkleben, das ist eine Annahme, die wohl eine Erklärung des Zusammenwachsens giebt, sehr glaubwürdig ist dieselbe aber nicht. Auch diese Schwierigkeit ist gehoben, wenn meine Annahme richtig ist, dass extramembranöses Plasma vorhanden ist, und dass dieses membranbauende Fähigkeit besitzt.

Gallertbildungen.

Gallerthüllen. Die Entstehung der Gallerthüllen, mit denen man manche Diatomeen zeitweilig umgeben findet, ist noch keines-

wegs aufgeklärt. Gegen die Annahme, dass die Gallerthüllen aus den äussersten Membranschichten durch Verquellung entstehen, spricht die weitgehende Differenzirung gerade der äussersten Schichten, die Spuren der Degenerirung zeigen müssten, wenn sie das Material für die Bildung der Gallertmassen hergeben sollten. Der Annahme, dass die Gallertsubstanz vom Innenplasma ausgeschieden wird und von hier durch die Membran hindurchdiffundirt, widerspricht die Unfähigkeit verquollener Massen zu diffundiren. Soll die Gallertbildung vom Innenplasma ausgehen, so müsste von ihm eine diffusible Substanz ausgeschieden werden, die erst nachdem sie die Membran passirt, zur Gallerte wird; oder aber die Gallerte müsste, nachdem sie innerhalb der Membran ausgeschieden, durch die Poren hindurchgepresst werden. Die letzte Annahme bietet die geringsten Schwierigkeiten für die Erklärung. Wenn jedoch in und ausserhalb der Poren noch Plasma vorhanden ist, so wird man nicht umhin können, die Function der Gallertbildung dem extramembranösen Plasma zuzuschreiben.

Wird die Gallertmasse fertig aus den Poren hervorgepresst, so wird sie eine Schicht von Fäden um die Zelle bilden. Durch weitere Verquellung können dann die Fäden seitlich zur Berührung kommen; sie werden dann eine Schicht von Prismen um die Zelle bilden. Wird die Gallertmasse von dem extramembranösen Plasma ausgebildet, so wird sie von Anfang an eine zusammenhängende Schicht bilden, wenn das Plasma sich als gleichmässige Lage über die Membran ausdehnt. Ist das Plasma auf die Tüpfelflächen beschränkt, so wird die Gallerthülle auch in diesem Falle aus Prismen bestehen. In der That kommen solche prismatisch zusammengesetzte Gallerthüllen nach P. Hauptfleisch auch bei Diatomeen vor[1]). An der Grundfläche jedes Gallertprismas soll sich ein Plasmapfröpfchen befinden. Otto Müller[2]) widerspricht ihm hierin „weil er Durchbrechungen der Schale, die Raphe mit ihren Knoten ausgenommen, nicht zu finden vermag und daher den Durchtritt von Plasmafortsätzen an anderen Stellen nicht für möglich hält", aber auch er giebt an, gefunden zu haben, dass die Gallerte mitunter Stäbchenstructur zeigt, führt dieses Bild jedoch auf Quellungserscheinungen zurück. Ich glaube gern, dass bei den von ihm l. c.

---

1) P. Hauptfleisch „Die Ortsbewegung der Bacillariaceen", Mittheilungen d. naturwissensch. Vereins f. Neu-Vorpommern und Rügen. 27. Jahrg. 1895.

2) Ber. d. D. botan. Gesellsch. 1896, p. 61.

in seinen Fig. 15, 19 und 20 dargestellten Zuständen Quellungserscheinungen vorliegen, doch glaube ich nicht, dass sie darauf ausschliesslich zurückzuführen sind. Sein recht gezwungener Erklärungsversuch wird entbehrlich, wenn man die Betheiligung der Poren bei der Gallertbildung nicht ausschliesst, und dazu dürfte um so mehr Berechtigung vorliegen, da der einzige triftige Grund, den er dagegen anführt, nämlich der, dass er die Poren nicht hat finden können, nach den obigen Auseinandersetzungen nicht zwingend ist. Wenn die Durchbohrungen der Schale in den von Müller untersuchten Fällen nicht sichtbar waren, so beweist das noch nicht, dass sie wirklich nicht vorhanden sind, und dass die darauf gegründete Erklärung der Gallertprismen falsch ist, sondern umgekehrt die Beobachtung der Gallertprismen spricht dafür, dass die Oeffnungen in der Membran vorhanden sind, trotzdem sie im angegebenen Fall nicht gesehen werden konnten. Ich glaube deshalb, dass P. Hauptfleisch ganz im Recht war, als er die bei Naviculeen gefundenen Gallertprismen auf die Thätigkeit des aus den Poren hervorkommenden Plasmas zurückführte, und halte dieses für eine neue Stütze meiner Annahme, dass die Poren wirkliche Membrandurchbrechungen sind, die eigens zum Zweck des Plasmadurchtritts bestimmt sind[1]).

Otto Müller führt die ganze Gallertbildung auf die Thätigkeit des in der Raphe befindlichen Plasmas zurück. Die Raphe ist jedenfalls eine sehr ergiebige Quelle für die Gallertbildung, soweit stimme ich O. Müller vollkommen bei, aber sie ist nicht die einzige. In Bezug auf die Gallertbildung besteht zwischen ihr und jeder der zahllosen feinen Poren nur ein gradueller, nicht ein qualitativer Unterschied. Beide sind Oeffnungen in der Membran, beide dienen wesentlich zum Austritt von Plasma, beide sind sie Vermittler der Gallertbildung. Die kleinen Poren kommen bei allen Zellen aller Diatomeengruppen vor, die Raphe findet sich nur bei gewissen Gruppen, und diese Gruppen sind, wie ich in meinem Pflanzenleben der Hochsee ausführte, an andere biologische Verhältnisse angepasst. Alles dieses drängt mich zu der Vermuthung, dass wir Raphe und Poren der Diatomeenzelle als im Grundplan gleichwerthige morphologische Bildungen aufzufassen haben; und weiter, dass der kleine Porus als die Grundform anzusehen ist, aus dem sich im Laufe der phylogenetischen Entwick-

1) Vergl. Anmerkung zu p. 647.

lung, gleichlaufend mit der Anpassung an die besonderen biologischen Verhältnisse des Lebens am Grunde der Gewässer, durch Vergrösserung und Uebernahme neuer Functionen die Raphe entwickelt hat. Die Raphe der Diatomeen wäre nach dieser Hypothese ein metamorphosirter Porus.

Die Raphe ist Bewegungsapparat geworden. Ich erinnere daran, dass ich bei Besprechung der Peridineen zu einem ganz ähnlichen Resultat gekommen bin. Auch bei dieser Pflanzengruppe sind alle Zellen von Poren durchsetzt, daneben findet sich auch hier eine grössere Oeffnung in der Membran, die Geisselspalte, die der Bewegung dient. Auch die Geisselspalte fasste ich als einen metamorphosirten Porus auf. Geisselspalte und Raphe sind hiernach als homologe Bildungen anzusehen, und könnten mit dem gemeinschaftlichen Namen Bewegungsporus bezeichnet werden. Es ist nicht nur morphologisch sondern auch systematisch interessant, dass bei diesen beiden eigenthümlichen Pflanzengruppen, den Diatomeen und den Peridineen, ein so eigenthümlicher, morphologisch-phylogenetisch gleichlaufender Umwandlungsprocess, wie der vom gewöhnlichen zum Bewegungs-Porus, angenommen werden kann. Es liegt darin eine neue Stütze der Annahme der nahen Verwandtschaft der beiden hier behandelten Pflanzengruppen.

2. Gallertpolster. a) bei den Pennatae. Von *Tabellaria fenestrata* findet man gewöhnlich keine einzelnen Zellen sondern stern- oder zickzackförmige Zellketten, die dadurch entstehen, dass nach der Theilung die aus einer stabförmigen Zelle entstehenden Tochterzellen an einem Schalenende miteinander verbunden bleiben, während die anderen Enden sich voneinander entfernen. Die Verbindung der Haftpole wird durch ein kleines Gallertpolster vermittelt, dessen Winkelrand gewöhnlich einen einfachen Meniskus bildet, (vgl. *A* in Fig. 36, Taf. VII). In diesem Fall ist die Entstehungsgeschichte des Polsters unsicher; in einzelnen Kolonien hatte jedoch das Polster die in Fig. 36 *B*, Taf. VII dargestellte Form, die die Entstehungsgeschichte verräth. Die Kuppe des Polsters hatte eine Einschnürung; durch diese und durch eine von ihr ausgehende mitten über das Polster weglaufende Naht wurde dieses in zwei gleiche Theile getheilt. Daraus ist zu schliessen, dass die beiden benachbarten Pole zu gleichen Theilen das Material für das Polster geben. Es ist bemerkenswerth, dass immer nur der eine von den beiden Polen jeder Schale Gallerte ausscheidet, und dass zwischen den beiden benachbarten Zellen in sofern ein be-

stimmter Connex besteht, als die beiden ausscheidenden Pole einander stets gegenüberliegen. Wäre dies nicht der Fall, so würden die beiden Zellen mit beiden Enden aneinanderhaften; statt einer Stern- oder Zickzackkette würde dann eine gerade Kette entstehen.

Woher es kommt, dass die beiden benachbarten Zellen immer in einem Winkel auseinander streben, kann ich noch nicht bestimmt sagen. Ich nehme an, dass die äussersten Schalenenden sofort nach der Zelltheilung durch eine Kittsubstanz verbunden werden, dann muss die darauf folgende Gallertausscheidung die Zellen zu einem Winkel auseinanderdrängen. An frischen Zellen lässt sich die Richtigkeit dieser Annahme nicht prüfen; Zellen, die ich auf dem Deckglas glühte, zeigten nachher einen kleinen aber deutlichen Zwischenraum zwischen den benachbarten Polen. Darnach ist die Kittsubstanz, wenn sie vorhanden ist, verbrennlich, sie besteht also jedenfalls nicht aus derselben kieselsäurehaltigen Substanz, welche die Schalen bildet.

Die Polster werden durch Safranin, durch Gentianaviolett und Hämatoxylin Del. sehr intensiv gefärbt; ihre Färbung ist stärker als die der meisten Plasmatheile, sie nähert sich am meisten der der Chromatinsubstanzen des Zellkerns. Eine Vergleichung der Substanz der Polster mit der der oben erwähnten Gallerthüllen habe ich nicht vorgenommen, doch spricht schon ihr bestimmtes, und scharf localisirtes Vorkommen und ihre verhältnissmässig grosse Festigkeit und Unveränderlichkeit dafür, dass die Substanz der Polster sich von der der Hüllen durch mehr als durch den Wassergehalt unterscheiden.

Was die Entstehung der Polster anbetrifft, so ist wohl anzunehmen, dass sie mit der der Hüllen darin übereinstimmt, dass beide Producte des extramembranösen Plasmas sind. *Tabellaria* besitzt keine Raphe, aber eine sog. Pseudoraphe. Nachdem durch Otto Müller's wichtige Entdeckung festgestellt ist, dass bei gewissen Diatomeen die Pseudoraphe eine grössere mit Plasma gefüllte Oeffnung in der Membran ist, ist dieses auch für *Tabellaria* nicht unwahrscheinlich. Wenn dieses richtig ist, so haben wir an eine zwiefache Quelle der Polsterbildung zu denken, einmal an die Pseudoraphe und dann an die feinen Poren der Membran. Welche von beiden die wirkliche Quelle ist, ist noch nicht entschieden; ich neige mehr dahin, den feinen Poren die Polsterbildung zuzuschreiben. Einige Gründe dafür im nächsten Abschnitt.

Aehnliche Verhältnisse der Polsterbildung wie bei *Tabellaria fenestrata* finden sich auch bei anderen Arten von *Tabellaria*, ferner bei *Asterionella*, *Diatoma*, *Grammatophora* u. A.

b) Gallertpolster bei den *Centricae*. Es ist mehr verlockend, anzunehmen, dass die ungewöhnliche Ausscheidung der Gallertpolster den ungewöhnlich grossen Membranöffnungen, der Raphe oder Pseudoraphe, ihren Ursprung verdankt, als sie den feinen Poren zuzuschreiben. Wäre dies berechtigt, so würden wir die Polster nur bei den *Pennatae*, also denjenigen Formen, welche Raphe oder Pseudoraphe haben, finden können, aber nicht bei den *Centricae*; das ist aber nicht der Fall.

Die Zellen von *Melosira nummuloides*, *Melosira Borreri*, *Melosira Montagnei* und anderen *Centricae* werden durch kleine Gallertpolster, die von einem kreisförmig umgrenzten Theil der Schalenmitte ausgeschieden werden, zu Ketten zusammengehalten. Da an die Mitwirkung einer Raphe hier nicht zu denken ist, so bleiben nur die feinen Poren als Vermittler der Gallertbildung übrig.

Auch Zickzackketten, die durch Polster vermittelt werden, finden sich bei den *Centricae*. *Biddulphia pulchella*[1]) hat an jeder Schale zwei zitzenförmige Buckel. Diese Buckel sind nun nicht wie die übrigen Schalentheile mit Leistenareolen bedeckt, aber sie sind mit feinen Poren reich besetzt. An je zwei sich gegenüberstehenden Buckeln zweier benachbarter Zellen werden kleine Gallertpolster ausgeschieden, welche die Buckel miteinander verbinden und dadurch die Zellen zu zickzackartigen Verbänden zusammenfügen. Bei *Amphitetras antediluviana* hat jede Schale 4 solcher Buckeln, die bezüglich der Membranstructur in demselben Gegensatz zu der übrigen Schalenfläche stehen, wie dies bei der *Biddulphia* der Fall ist. Je einer dieser 4 Buckeln jeder Schale scheidet ein Gallertpolster aus und da von den 8 sich ursprünglich gegenüberstehenden Buckeln benachbarter Zellen die beiden polsterbildenden aufeinandertreffen, so entstehen auch in diesem Fall Zickzackketten.

Isthmia nervosa und *Isthmia enervis* haben an jeder Zelle je einen excentrisch gelagerten Buckel, der auch in einem Structurgegensatz zu der übrigen Schalenfläche steht. Zwar ist er nicht structurfrei, aber die ihn bedeckenden Leistenareolen sind viel zarter und kleiner als die der übrigen Schalenfläche. Auch an

1) Vergl. Engler-Prantl, Nat. Pflanzenf. Bacill., p. 93.

diesem Falle ist der Buckel der prädisponirte Platz zur Ausscheidung eines Polsters. Da aber auf diese Weise jede Zelle nur ein Polster ausbilden kann, so kommt es nicht zur Bildung von Ketten, vielmehr benutzt jede Zelle ihr Polster selbstständig zur Festheftung.

Alle diese zur Festheftung benutzten Polster der *Centricae* sind in ihrer Entstehung auf die feinen Poren der Membran oder noch genauer gesagt, auf das aus den feinen Poren hervorgehende extramembranöse Plasma angewiesen.

Gallertstiele. Eine ganze Anzahl von Diatomeenarten besitzt die eigenthümliche Fähigkeit, ausser der gewöhnlichen, kieselsäurereichen Zellmembran noch einen zweiten kieselsäurefreien Membrantheil auszuscheiden, der ähnlich weich und doch zäh ist wie gequollene Gelatine. Sie wird nicht über der ganzen Membranfläche, sondern in ähnlicher Weise wie die Polster an ganz genau bestimmten und scharf localisirten Stellen ausgeschieden. Von den Polstern unterscheidet sie sich sehr auffällig durch ein langandauerndes Wachsthum, dass aus den Anfangs polsterähnlichen Massen mehr oder minder lange stielartige Gebilde entstehen, die an ihrem Ende die sie erzeugenden Zellen tragen. Ich nenne sie, dem Gebrauch folgend, „Gallertstiele", obwohl ich den Namen Gallerte in diesem Falle nicht für passend halte. Entstehung, Theilung und Wachsthum dieser Gallertstiele habe ich in meinen Studien über die Zelle p. 132 beschrieben und auch schon auf die Bedeutung derselben für die Wachsthumstheorie hingewiesen.

„Bei der einen Art verzweigt sich der Stiel gar nicht, indem die Tochterzellen keinen neuen Stiel ausbilden, sondern aneinander haftend auf dem einen Stiel vereinigt bleiben (*Achnanthes brevipes*), oder indem jede neue Zelle einen neuen Stiel ausbildet. Bei der anderen Art verzweigt sich der Stiel mit jeder neuen Zelltheilung (*Gomphonema geminatum* und viele andere). Bei noch anderen bleiben alle neben einander auf einem dicken, gemeinsamen Stiel vereinigt (*Synedra pulchella*). Bei wieder anderen bleiben mehrere Zellen auf dem alten Stiel vereinigt und nur von Zeit zu Zeit findet mit einer Zelltheilung auch eine Stieltheilung statt (*Licmophora flabellata*). Dabei wachsen die Stiele noch lange nach der Zelltheilung in die Länge, sodass oft ganz complicirte Bäumchen entstehen. Wie ist diese besondere Wachsthumsfähigkeit der Stiele zu erklären? Nach der gewöhnlichen Annahme, dass das Plasma nur innerhalb der Membran enthalten sei, würde der Stiel nur mit

der todten Aussenschicht des Kieselpanzers in Berührung sein, mag diese verkieselt oder verschleimt sein; dann lässt sich sein besonderes Verhalten meines Erachtens nicht erklären, wohl aber ist dieses leicht verständlich, wenn man annimmt, dass der Panzer wie bei den Peridineen mit einer extramembranösen Plasmaschicht überzogen ist, die nach innen die Kieselmembran, nach aussen den weichen Stiel an bestimmten Stellen ausscheidet".

Man könnte noch an eine hervorragende Betheiligung der Raphe oder der Pseudoraphe an der Stielbildung denken, doch verliert diese Annahme an Wahrscheinlichkeit, wenn man die Art der Anheftung bei denjenigen Formen betrachtet, welche sich nach der Zelltheilung nicht von einander trennen, sondern wie bei *Licmophora flabellata, Gomphonema dichotoma* die jungen Zellen mit den Schalenflächen aneinander haften bleiben. In dieser Stellung decken sich die Mittellinien der benachbarten Schalen, und die Pseudoraphe wird dadurch für die Stielbildung so gut wie ausgeschaltet. Ausserdem ist die Zelle immer mit der Gürtelbandseite und nicht nur mit dem polaren Theil der Pseudoraphe auf dem Stiel befestigt. Sollte also die Pseudoraphe an der Stielbildung betheiligt sein, so wäre doch, um die specielle Form der Anheftung zu erklären, immer noch die Thätigkeit des Plasmas der Poren des Schalenendes, besonders der Gürtelbandseite erforderlich.

Schlauchbildung. Ueber die Schlauchbildung der Diatomeen und ihre Beziehung zum extramembranösen Plasma habe ich schon in meinen Studien über die Zellen der Peridineen p. 133 einen Erklärungsversuch gegeben, der auch heute noch, wie ich glaube, die richtigen Gesichtspunkte enthält. Darnach bleiben bei den Schlauchdiatomeen „die aus einer Mutterzelle durch Theilung entstandenen Zellen zu einer Kolonie vereinigt, die von einem dünnen weichen und doch haltbaren, fadenförmigen, verzweigten oder unverzweigten Schlauch zusammengehalten wird. Der feste Schlauch ist von einer Flüssigkeit erfüllt, in der die einzelnen Zellen frei beweglich sind, indem sie sich darin wie die frei kriechenden Bodendiatomeen hin- und herschieben und auch aneinander vorbeikriechen können. Der biegsame und doch feste Schlauch ist mit dem inneren Plasma keiner der bewohnenden Zellen in Zusammenhang, er umschliesst die Zellen meist auch nur so locker, dass grosse Lücken frei sind, die nicht nur nicht mit dem Plasma des Zellinneren, sondern selbst mit dem Zellpanzer keiner Zelle in Berührung sind, trotzdem ist er wachsthumsfähig und dieses Wachs-

thum folgt, ebenso wie die Stielbildung, bestimmten, für die Art feststehenden Gesetzen. Der Schlauch kann sich dabei ebenso wie die Stiele verzweigen. Wie ist dieses Wachsthum des Schlauches zu erklären? Wenn die lebende Zelle von dem Kieselpanzer aussen vollkommen abgeschlossen wäre, so könnte ich mir kein Bild davon machen, wohl aber erklärt sich auch diese Schwierigkeit, wenn man die Existenz der extramembranösen Plasmaschicht annimmt. Dann ist der Schlauch überall da, wo eine Zelle ihm anliegt oder an ihm langgleitet, mit lebendem Plasma in Verbindung. Die Zelle kann ihn durch ihren Druck bei der Vorwärtsbewegung dehnen und zugleich Substanz, die an der Berührungsstelle von der extramembranösen Plasmaschicht ausgeschieden wird, anlagern, und damit Wachsthum des Schlauchs besorgen. Auch die regelmässige Verzweigung findet damit ihre Erklärung, indem dann nur nach einer bestimmten Anzahl von Zelltheilungen eine Zelle, statt in der Längsachse weiter zu bauen, seitlich zu drängen und dort Stoff abzulagern braucht, um einen Seitenzweig des Schlauchs auszustülpen, der bei der Theilung der Zelle in der einmal angefangenen Richtung weiter vergrössert und ausgebaut wird. Die hierzu nöthige Annahme, dass eine Reihe von Zellgenerationen sich gleich verhält, d. h. in derselben Richtung weiter baut, und dann durch Theilung einer Zelle eine Generation entsteht die sich anders verhält, d. h. seitlich baut und damit Verzweigung herbeiführt, kann nicht mehr so wunderbar erscheinen, nachdem ich für *Chaetoceras* nachgewiesen[1]), das bei koloniebildenden Diatomeen Aehnliches vorkommt, indem bei kettenbildenden *Chaetoceras* eine Reihe von Zelltheilungen gleich verläuft, wodurch die Kette verlängert wird, und darauf eine Zelltheilung zwei andere Schalen ausbildet, wodurch die Kette in zwei Tochterkolonien getheilt wird".

Extramembranöses Plasma und Bewegung.

Bewegung in Schläuchen. Auf einen Punkt, welcher die Bewegung in Schläuchen der Diatomeenzellen betrifft, möchte ich hier noch hinweisen, weil er mit dem extramembranösen Plasma zusammenhängt, und weil er für die Erklärung der Bewegung der Diatomeen allgemeines Interesse hat. Nach Bütschli[2]) und Lauter-

1) Botan. Zeitung 1888.

2) Verh. d. Naturhist. Med. Vereins zu Heidelberg N. F., IV. Bd., 5. H., 1892.

born[1]) wird die Bewegung durch hervorgestossene Gallertfäden vermittelt, während nach Otto Müller[2]) der Rückstoss des Wassers, das durch das in der Raphe strömende Plasma in ähnlicher Weise wie das Wasser hinter einer Schiffsschraube fortgeschleudert wird, die Zelle in Bewegung setzt.

Es scheint mir nun, dass die Bewegung der Zellen in den Gallertschläuchen mit beiden Erklärungen nicht gut in Einklang zu bringen ist. Sollte ein hervorgestossener Gallertfaden die Bewegung vermitteln, so müsste bei der Lebhaftigkeit, mit der man manchmal die Zellen in dem Schlauch einer *Schizonema*-Kolonie hin und her wandern sieht, der Schlauch bald so dick mit Gallertfäden erfüllt sein, dass durch die dicke Consistenz des Mediums die Zellen an der Weiterbewegung verhindert würden, oder der Schlauch müsste aufgebläht werden, oder beides fände statt.

Sollten dagegen durch Rückstoss des Wassers die Zellen fortgeschoben werden, so müssten in dem Schlauch mächtige Strudel entstehen, die wenn sie die eine Zelle forttreibt, die andere zurückschleudert. Leider hatte ich, seit Müller seine Bewegungstheorie aufstellte, keine Gelegenheit mehr die Bewegung in lebenden *Schizonema*-Schläuchen zu beobachten, doch glaube ich, dass mir und anderen auch schon früher eine so heftige Wasserbewegung, wie sie die Müller'sche Theorie fordert, nicht entgangen wäre, wenn sie in den Schläuchen wirklich vorhanden wäre.

Ich will damit keiner der beiden Theorien jede Betheiligung an dem Zustandekommen an der Bewegung absprechen. Dass die von Bütschli und von Lauterborn dargestellten Gallertmassen auch fortschiebend auf Diatomeenzellen wirken können, mag richtig sein, aber für die Bewegung in der Schlauchhülle müssen wir ein anderes Agens fordern. Dieses Agens, das bei *Schizonema* die Bewegung vermittelt, dürfte dann auch bei anderen Arten betheiligt sein. Wenn das Plasma in der Raphe wirklich so heftig strömt, wie Müller annimmt, so dürfte durch dasselbe auch ein Rückstoss bewirkt werden, da jedoch dieser Rückstoss bei Schlauchdiatomeen voraussichtlich überhaupt keine oder wenigstens keine hervorragende Rolle spielt, so dürfte er auch bei den übrigen Diatomeen nicht der wesentliche Bewegungsvermittler sein.

1) Ber. d. D. Botan. Ges. 1884, p. 74, u. Lauterborn, Untersuchungen über Bau, Kerntheilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig 1896.

2) Ber. d. D. Botan. Ges., I, 1893, p. 571; II, 1894, p. 136; III, 1896, p. 54; IV, 1896, p. 111; 1897 p. 70.

Der Schlüssel zur Erklärung der Diatomeenbewegung scheint mir trotz der schönen Untersuchungen von Bütschli-Lauterborn und von Müller doch noch in der alten Hypothese von Max Schulze zu liegen, die dahin geht, dass das in der Raphe bewegte Plasma direct durch Adhäsion an der Unterlage die Zelle fortschiebt.

Bewegung von ganzen Kolonien. Die Zellen von *Bacillaria paradoxa* sind in der Richtung der Sagittalachse stabartig gestreckt. Die Schalen sind nach Art eines Schiffsbodens gewölbt. Der in der Mittellinie der Schale entlang laufende Kiel trägt die Pseudoraphe. Mit diesem Kiel hängen die Zellen zusammen; sie sind in der Ruhelage so aneinander gereiht, wie die Stäbe einer heruntergelassenen Rolljalousie. Die einzelnen Zellen der Kette behalten innerhalb des Kolonieverbandes eine relativ grosse, active Beweglichkeit, indem sie sich einerseits so drehen, dass die Kiele in unveränderter Stellung aneinander haften bleiben, die von Schalenmitte zu Schalenmitte laufenden morphologischen Längsachsen der Zellen aber, die in der Normallage der Kette in eine gerade Linie zusammenfallen, nun lauter stumpfe Winkel bilden. Die Kolonie ist dann gebogen wie ein Stückchen einer aufgerollten Rolljalousie. Andererseits können sich die Zellen in der Richtung der mit der längsten Ausdehnung der Zelle zusammenfallenden Sagittalachse gegeneinander verschieben. Dabei läuft Kiel über Kiel hin, bis sie nur noch mit den äussersten Enden der Kiele zusammenhängen; dann hört die Bewegung auf und schlägt in die entgegengesetzte Richtung um[1]). Diese Verschiebung geht mit einer Energie vor sich, wie sie bei den einzelligen Pflanzen wohl kaum ihres Gleichen hat. Man sieht bisweilen diese beweglichen Ketten relativ grosse Hindernisse fortschieben. Die meisten Glieder der Kette arbeiten meist gleichzeitig und in derselben Richtung; dabei kann die Gesammtkolonie so beträchtliche Strecken zurücklegen, dass sie auch bei der Beobachtung mit schwacher Vergrösserung im Nu aus dem Gesichtsfeld verschwindet, und sich bald darauf plötzlich mit ebenso grosser Heftigkeit wieder hineinschiebt, um nach der anderen Seite wieder hinauszuwandern.

Bei der Beobachtung dieser Bewegung konnte ich nicht umhin, anzunehmen, dass nur extramembranöses Plasma hier die Rolle sowohl des verbindenden Kittes als auch des Bewegungsmittels

---

1) Abb. s. Engler-Prantl, Nat. Pflf. I. l. b. Bac., p. 34, Fig. 47.

spiele. Für diese Ansicht liessen sich schwer Beweise beibringen, so lange man die Pseudoraphe nicht für eine Membrandurchbrechung hielt. Meine Vermuthung wurde mir fast zur Gewissheit, als Otto Müller für eine Reihe von Formen nachwies, dass auch die Pseudoraphe eine wirkliche Durchbrechung der Membran ist. Wenn dieses, wie anzunehmen, auch bei *Bacillaria* der Fall ist, so ist die Zuhülfenahme des Rückstosses des Wassers, welches durch das in der Spalte bewegte Plasma fortgetrieben werden soll, für die Erklärung der Bewegung von *Bacillaria paradoxa* nicht mehr nöthig. Das Vorhandensein dieser Rückstosswirkung scheint mir in diesem Fall sogar direct unwahrscheinlich, denn um die überaus heftige Bewegung der ganzen *Bacillaria*-Kette zu veranlassen, wäre ein sehr heftiger Strom nöthig. Dieser würde sich in der Umgebung durch Fortschleudern schon recht beträchtlicher Gegenstände bemerkbar machen. Mir ist eine solche Wirkung nicht erinnerlich. Leider habe ich seit der Aufstellung von Müller's Rückstosshypothese keine Gelegenheit mehr gehabt, Ketten von *Bacillaria paradoxa* in Bewegung zu sehen; ich würde sie gern auf ihre Rückstosswirkung speciell geprüft haben.

Auch die Bütschli-Lauterborn'sche Gallertfaden-Bewegungstheorie scheint mir für die Bewegung von *Bacillaria paradoxa* keine Anwendung finden zu können. Wenn die Zelle durch Ausstossen von Gallertfäden fortgeschoben werden soll, so müsste bei der Heftigkeit der Bewegung, die bei *Bacillaria* viel heftiger ist, als ich sie jemals bei *Pinnularia*, die als Vorlage bei Ausbildung dieser Theorie gedient hat, beobachtet habe, die Gallerte mit ganz unerhörter Schnelligkeit producirt werden, sondern es müssten auch von allen Zellen gleichzeitig gleichgerichtete Stäbe hervorgeschossen werden. Diese Fadenbüschel würden sich auf den unter dem Mikroskop beobachteten Zickzackwegen der *Bacillaria*-Ketten als Hinderniss anhäufen müssen, sie würden auch wohl andere grössere Körper in die Bewegung hineinziehen; beides würde wohl schon früher der Beobachtung nicht entgangen sein. Besonders ist jedoch bei der Erklärung damit zu rechnen, dass von der sich bewegenden Kolonie meist nur eine Zelle mit einem fremden Substrat in Berührung kommt, für alle übrigen Zellen dient immer nur die Nachbarzelle als Substrat, an der sie sich fortschieben kann. Wenn die Bewegung durch Gallertfäden verursacht werden sollte, so würden sich die Gallertmassen zwischen die zusammengehörigen Zellen schieben, diese von einander trennen,

und damit den Zusammenhang der Kolonie erst lockern und schliesslich aufheben.

Leider habe ich auch keine lebende *Bacillaria paradoxa* seit Aufstellung der letzterwähnten Theorie mehr zu Gesicht bekommen. Sobald sich günstige Gelegenheit dazu bietet, wäre es gut, sie zu benutzen, um die einzelnen Bewegungstheorien an diesem günstigen Object nachzuprüfen. Die oben entwickelten Gründe lassen nicht erwarten, dass dabei ein anderes Resultat herauskommen wird, als dass die Bewegung durch extramembranöses Plasma bedingt wird.

Alle bisherigen Erfahrungen scheinen mir einzig mit der Annahme vereinbar zu sein, dass Plasma, wenn nicht der einzige, so doch der hauptsächlichste Bewegungsvermittler ist. Die Stelle des Plasmaaustritts ist die Kiellinie. In der Kiellinie berühren sich die Schalen benachbarter Zellen seit ihrer Entstehung; hier werden die aus beiden Zellen hervortretenden Plasmatheile sofort in ausgiebigster Weise zur Berührung kommen, und den Kitt zum Zusammenhalt der Zellen abgeben. Der Zusammenhang braucht nicht starr zu sein, da das Plasma selbst beweglich ist. Bewegung des extramembranösen Plasmas wird nothwendig auch Bewegung der Zellen zur Folge haben. Je nach der Art der Bewegung der Plasmamassen werden die verschiedenen Bewegungsformen der Kolonie zu Stande kommen. Ueberwiegt die austretende Plasmamenge an der einen oder der anderen Seite des Kiels, so wird die Rollung der Kolonie die Folge sein, bewegt sich das Plasma in der Richtung der Sagittallinien, so werden die Zellen mit ihren Plasmasohlen, wenn mir der Ausdruck gestattet ist, aneinander entlang gleiten, sie werden dabei aber nicht über den Endpunkt der Schalen hinauskommen, weil ihnen dann das Substrat für das Weitergleiten fehlen würde. Am Endpunkte der Bahn angekommen, wird die Bewegung in ähnlicher Weise in das Gegentheil umschlagen, wie die Bewegung einer *Pinnularia*-Zelle in die entgegengesetzte Richtung umschlägt, wenn die Zelle an ein Hinderniss anstösst, das die Vorwärtsbewegung unmöglich macht. Auch das Umschlagen der Bewegungsrichtung ist erklärlich, denn es ist nicht unwahrscheinlich, dass der plötzlich vermehrte Widerstand, den das strömende Plasma erfährt, wenn die Zelle durch ein plötzliches Hinderniss zum Stillstand gebracht wird, als Reiz wirkt, auf den das Plasma mit Umkehr der Bewegung reagirt.

Der durch einen äusseren Umstand verursachte Umschlag der Bewegungsrichtung pflanzt sich, oft mit ziemlicher Schnelligkeit von Zelle zu Zelle fortschreitend, über die ganze Kette fort, obwohl für die anderen Zellen noch kein Hinderniss für die Fortsetzung der bisherigen Bewegung ersichtlich ist. Die directe plasmatische Berührung ermöglicht auch die Erklärung dieser eigenthümlichen Gleichsinnigkeit der Bewegung aller Zellen einer Kolonie, die auch nach Störungen durch äussere Umstände gewahrt bleibt, indem die an einer Stelle eingeleiteten Aenderungen sich über die ganze Kette fortpflanzen; denn ein Reiz, der das Plasma des Kiels einer Schale zur Umkehr der Bewegung bringt, wird sich leicht auf die andere Schale derselben Zelle fortpflanzen und auch dieses zur Umkehr bewegen. Diese Umkehr wird auf das damit in Berührung stehende Plasma der nächsten Zelle als Reiz wirken, der sofort auf die zweite Schale der zweiten Zelle übergeht, die ihn alsbald der ersten Schale der dritten überträgt u. s. w. Auf diese Weise, wenn die sämmtlichen Zellen in directer plasmatischer Verbindung stehen, ist es nicht schwer zu erklären, dass die Reizwirkung sich schnell über die ganze Kolonie fortpflanzt, während die Reizursache nur auf eine Zelle der Kolonie wirkte.

Bewegung einzelner Bodenzellen. Können die Zellen von *Bacillaria paradoxa* sich mit Hülfe des extramembranösen Kanal-Plasmas so ausgiebig und schnell bewegen, so liegt kein Grund vor, anzunehmen, dass nicht auch andere Nitzschieen, zu denen *Bacillaria* gehört, ihre Bewegung durch directe Adhäsion des extramembranösen Plasmas ausführen. Was für die Nitzschieen und andere nur mit Pseudoraphe versehene Formen gilt, dürfte in noch vollkommenerer Weise für *Navicula* und die anderen zahlreichen mit einer grossen offenen Raphe begabten Formen Gültigkeit haben.

Raphe und Geisselspalte als Bewegungsporen. Aus den eben entwickelten Gründen geht hervor, dass bei den Diatomeen wahrscheinlich ebenso wie bei den Peridineen die Bewegung der Zellen durch extramembranöses Plasma vermittelt wird, wenn auch der Bewegungsapparat und der Vorgang der Bewegung ein wesentlich verschiedener ist. Bei beiden dient ein besonders grosser Porus, bei den Peridineen „Geisselspalte“, bei den Diatomeen „Raphe“ genannt, zum Austritt des die Bewegung vermittelnden Plasmas. Es ist wünschenswerth, dass die Terminologie möglichst wenig mit Ausdrücken belastet wird, die nur für eine Familie

zugeschnitten sind, und dass, wo dieses bei Beginn des Studiums einer Gruppe nicht vermeidbar ist, mit fortschreitender Erkenntniss der allgemeineren Beziehungen die nur für kleine Gruppen passenden Ausdrücke durch solche ersetzt werden, die die allgemeineren Beziehungen gleich erkennen lassen, indem sie die morphologisch gleichwerthigen Theile grösserer Gruppen umfassen. Der Specialausdruck bleibt dann den Specialisten; wen nur die allgemeineren Beziehungen interessiren, der braucht, da er nur die allgemeineren Ausdrücke gebraucht, sein Gedächtniss nicht mit den unzähligen, nur dem Specialstudium dienenden Kunstausdrücken zu belasten. Nachdem ich auf die wahrscheinliche Homologie der „Geisselspalte" der Peridineen und der „Raphe" und der „Pseudoraphe" der Diatomeen hingewiesen habe, scheint es mir zweckmässig, für allgemeinere Betrachtungen den Ersatz dieser drei Ausdrücke durch die zusammenfassende Bezeichnung „Bewegungsporus" anzubahnen.

Der Bewegungsporus kommt zwar allen Peridineen aber nicht allen Diatomeen zu. Die ganze Gruppe der *Centricae* hat ihn nicht. Dass er trotzdem kein unwesentliches Merkmal ist, beweist der Umstand, dass er bei der anderen Gruppe der *Pennatae* mit so grosser Constanz auftritt, dass man den Bewegungsapparat, wenn man die *Centricae* nicht kennte, ebenso sicher zum Hauptkriterium der ganzen Klasse der Diatomeen machen würde, wie man eine andere Form des Bewegungsapparates als wichtigstes Kriterium der ganzen Klasse der Peridineen macht, und aus diesem Grunde sogar recht abweichende Gruppen, wie die nackten Gymnodiniaceen, mit den gepanzerten Peridiniaceen und Procentraceen zu einer Klasse vereinigt hat.

Die Einheitlichkeit der Klasse der Diatomeen lässt sich trotz dieser Verschiedenheit im Fehlen oder Vorkommen des durch den Bewegungsporus bedingten Bewegungsapparates wahren, und die *Centricae* und die *Pennatae* auf einen phylogenetischen Grundtypus zurückführen, wenn man den Bewegungsporus als eine Umbildung eines gewöhnlichen feinen Stichporus, und zwar eine Anpassungseinrichtung an das Grundleben auffasst. Die Berechtigung hierzu leite ich ausser aus den schon angeführten Gründen noch aus der folgenden Betrachtung ab.

Kriechen ohne Raphe. Einfache Poren als Bewegungsporen. Wenn der Bewegungsporus phylogenetisch ein Umwandlungsproduct eines gewöhnlichen Porus ist, so lässt sich annehmen,

dass die Anlage zu den eigenthümlich hoch differenzirten Fähigkeiten, zwar in viel weniger entwickeltem Zustande aber doch schon in Spuren, schon in den gewöhnlichen Poren vorhanden sei. Von diesem Gesichtspunkt ausgehend, war es mir besonders interessant, zu erspähen, ob nicht auch schon den gewöhnlichen Poren in vielleicht primitiver Weise die Bewegungsfunction zukommen kann. Wenn die eigentlichen Bewegungsporen Austrittsstellen für extramembranöses Plasma sind, und ebenso die gewöhnlichen Poren, so ist die Möglichkeit, als Bewegungsvermittler zu dienen, auch den gewöhnlichen Poren schon a priori zuzuschreiben. Wird von dieser Möglichkeit wirklich Gebrauch gemacht?

Bei den Peridineen habe ich Anzeichen dafür namentlich bei Besprechung des eigenthümlichen Verhaltens von *Podolampas bipes* gegeben. Die Zellen dieser Art bewegen sich oft noch ruckweise, wenn die Geisseln ihre Thätigkeit schon eingestellt haben; ich habe dieses auf extramembranöses Plasma zurückgeführt. Aber auch bei Diatomeen habe ich Anzeichen für eine solche Thätigkeit der gewöhnlichen Poren gefunden:

Isthmia nervosa und *Isthmia enervis* bilden kleine bäumchenartige Kolonien. Der Zusammenhalt wird durch kleine Gallertpolster vermittelt, mit Hülfe dessen sich eine Zelle auf einem Substrat, Alge etc., festsetzt, während sich die folgenden Zellen an der ersten anheften [1]). Die Gallertpolster werden immer an derselben Stelle der Zelle, dem einen excentrischen Buckel der spitzeren Schale, ausgeschieden, aber die Stellen, an welchen sich die Zellen festsetzen, sind verschieden. Die erste der Kolonie wählt einen Fremdkörper als Stützpunkt, die anderen bevorzugen verschiedene Stellen des Gürtelbandes oder auch der Schalen ihrer Schwestern. Es sind dies aber fast immer Stellen, die bei der Zelltheilung noch gar nicht in Berührung mit der polsterbildenden Stelle standen.

Wie kommt die *Isthmia*zelle nach ihrer Anheftungsstelle hin? Wäre es nur eine oder die andere Zelle, welche an einer zweiten haftete, so könnte man von Zufall sprechen, wie man das Anheften der ersten Zelle des Bäumchens an der tragenden Alge dem Zufall zuschreiben kann, dass aber das reich verzweigte Bäumchen, das Tuffen West schon so vortrefflich gezeichnet hat, sich bildet, kann wohl kein Zufall mehr sein. Wenn eine festgeheftete *Isthmia*-

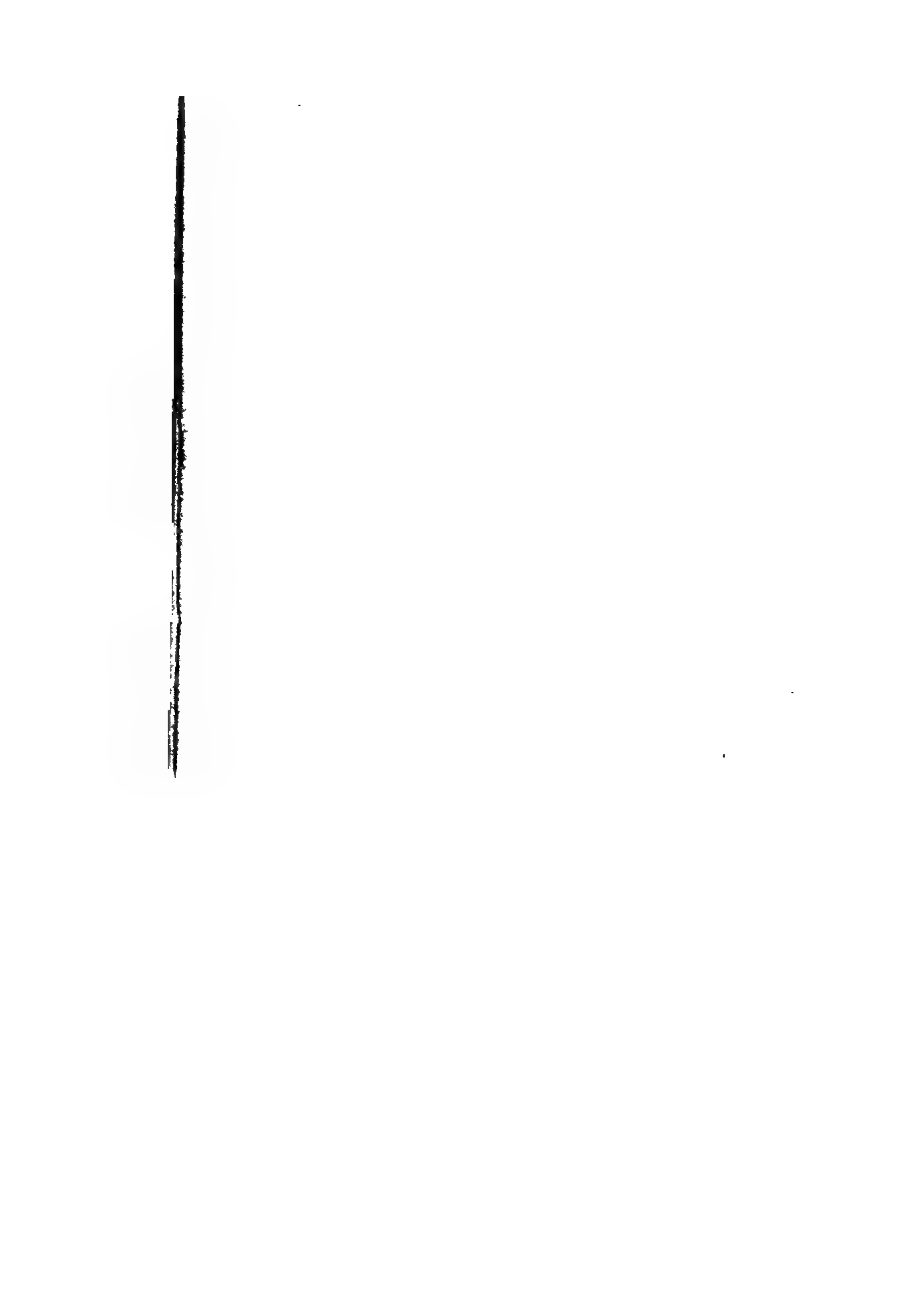
---

1) Abbild. Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfam. I. 1. b *Bacillariac.*, p. 95.

zelle sich theilt, so behält nur die eine Tochterzelle ihren Standpunkt, die andere wird vollkommen frei und muss sich einen neuen Standort suchen; sie findet ihn, wie der Erfolg lehrt, an irgend einer Stelle ihrer noch benachbarten Schwesterzelle, oder an einem Fremdkörper. Wie gelangt sie an diesen Standort? Dahin schwimmen kann sie nicht, da sie bei dem Mangel eines activ wirkenden Schwimmapparates sich mit allergrösster Wahrscheinlichkeit sofort im Plankton verlieren, aber nicht einen benachbarten Punkt der Schwesterzelle erreichen würde, wenn sie sich überhaupt einmal von ihrer Schwesterzelle losgelöst hätte. Sie muss also in dauernder Verbindung mit ihrer Schwesterzelle bleiben und dabei doch den neuen Standort aufsuchen: sie kann diesen nur erreichen durch Hinkriechen. Womit kriecht sie? Die *Pennatae* haben die Raphe oder die Pseudoraphe als Bewegungsporus, die *Isthmia* hat nichts dergleichen. Der Buckel, der die Festheftung besorgt, ist aber mit ganz feinen Poren übersäet. Ich glaube nun, es bleibt nichts Anderes übrig als anzunehmen, dass gleich nach der Zelltheilung durch die feinen Poren des Buckels der Wanderzelle pseudopodienartiges Plasma hindurchgestreckt wird. Durch dieses Pseudopodialplasma heftet sich die Wanderzelle sofort an der nächsten ihr gegenüberstehenden Stelle der Schale ihrer Schwesterzelle fest. Durch Amöboidalbewegung schiebt sich nun dieses Plasma an der Schale entlang, kriecht dann auf die Gürtelbandseite über und schleppt die Zelle, aus der es stammt, auf seinem Wege mit. Hat es seinen definitiven Standpunkt erreicht, vielleicht auch schon früher, so beginnt das Amöboidalplasma Gallerte auszuscheiden, und klebt die Zelle mit dem Gallertpfröpfchen an der Unterlage fest.

Ist diese Deutung der Koloniebildung von *Isthmia* richtig, so können wir den Poren ganz allgemein die Tendenz zuschreiben, als Bewegungsapparat zu dienen; die Raphe und die Pseudoraphe, die als Bewegungsapparate κατ' ἐξοχὴν erscheinen, dürfen wir dann als im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Klasse gewonnene, besonders vervollkommnete Zustände des allgemeinen Bewegungsapparates betrachten.

Vielleicht erklärt sich aus dieser phylogenetischen Entwicklung auch die grosse Verschiedenheit der Pseudoraphe der verschiedenen Gruppen, die so vielleicht eine Stufenleiter einer Reihe darstellen, deren Höhepunkt wohl in der Ausbildung der Raphe der *Naviculinae* erreicht ist. Es muss freilich dabei dahingestellt



substanz ausgefüllt werden. Nach Hofmeister kommt aber auch bei den Desmidiaceen richtiges centrifugales Dickenwachsthum vor. Er sagt[1]): Die Membranen junger Zellenhälften von Desmidieen aus der Gruppe der Euastreen sind ursprünglich glatt. Die kleinen warzenförmigen Hervorragungen der Aussenfläche (von *Cosmarium Botrytis, Euastrum verrucosum* z. B.) oder die soliden Dornen der Ecken der grösseren Lappen der Zellen (wie sie z. B. bei *Micrasterias rotata, Xanthidium aculeatum* und *armatum* sich finden) entstehen später durch örtliche centrifugale Verdickung der Haut.

Wenn auch die auffällige Leistenstructur der beiden vorigen Gruppen bei den Desmidiaceen fehlt, so finden sich doch die Poren bei allen Desmidiaceenzellen wieder; diese geben auch dieselben Bilder wie bei jenen: in Flächenansicht der Membran feine Punkte, im optischen Querschnitt quer durchziehende Linien.

Statt der areolären Verdickungen tritt bei den Desmidiaceen diejenige durch Gallerthüllen in viel ausgiebigerem Maasse ein als bei den Diatomeen. Klebs[2]) wies nach, dass diese Gallerthülle aus einzelnen Prismen zusammengesetzt sei. Er führte auch für die Desmidiaceengattung *Closterium* sehr triftige Gründe an[3]), dass es wahrscheinlich sei, dass die Gallertscheiden durch Vergallertung der Zellhaut entständen. Hauptfleisch[4]) hat dann in seiner ausführlichen Desmidiaceenarbeit für eine ganze Anzahl von Arten die Zusammensetzung der Gallerte aus Prismen sicher gestellt und ferner nachgewiesen, dass die Gallertprismen gerade über den Poren stehen, und weiter, was besonders wichtig ist, dass feine Plasmafäden durch die Poren hindurch, in die Gallertprismen hinein und selbst durch diese hindurchgehen. Ich meine, es ist wohl nicht daran zu zweifeln, dass hier nicht bloss ein locales Zusammentreffen sondern ein ursächlicher Zusammenhang zwischen diesen drei Dingen: Poren, Gallertprismen und Plasmafäden existirt, und dass die Ausbildung der Gallertprismen auf die Thätigkeit der Plasmafäden, die durch die Poren hindurchdringen, zurückzuführen ist.

Wenn wir unter „Membran" nicht nur die innere, feste Cellulosehülle sondern auch die äussere, gallertige Schicht verstehen, so

---

1) W. Hofmeister, „Die Lehre von der Pflanzenzelle", p. 186.

2) G. Klebs, „Ueber die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten." Untersuch. aus dem botan. Institut zu Tübingen. II. Bd., p. 379 u. f.

3) l. c. p. 384.

4) P. Hauptfleisch, „Zellmembran und Hüllgallerte der Desmidiaceen." Dissertat. Greifswald 1888.

haben auch die Desmidiaceen, abgesehen von den oben erwähnten kleinen Membranwülsten, ein centrifugales Dickenwachsthum in ausgedehntem Maasse, und dieses Dickenwachsthum ist ebenso wie bei den beiden vorigen Gruppen auf extramembranöses, durch Poren austretendes Plasma zurückzuführen. Damit dürfte ausser Frage gestellt sein, dass bei den drei verglichenen Pflanzengruppen bezüglich der besprochenen Verhältnisse: centrifugales Dickenwachsthum, Poren, Plasma in den Poren, Plasma ausserhalb der Membran, Dickenwachsthum mit Hülfe dieses Plasma, wirkliche Homologie herrscht.

Als weiterer Vergleichspunkt wäre noch die Frage der Bewegung der Desmidiaceen zu erwägen. Auch den Desmidiaceen kommt actives Bewegungsvermögen zu. Die Bewegung soll nach Klebs[1]) durch Ausscheidung von Gallerte bedingt sein. Ich werde durch diese Erklärung nicht vollkommen befriedigt. Dass die Ausscheidung von Gallerte als Haftmittel eine Rolle dabei spielt, glaube auch ich, doch scheint mir, dass auch hier die Rolle des eigentlichen Agens dem Plasma zuzuschreiben sei, und ich stelle mir den Process in ähnlicher Weise vor, wie ich ihn oben bei Erwähnung der Kriechbewegung von *Isthmia* geschildert habe, nämlich so, dass aus den Poren des Schalenendes Amöboidalplasma hervortritt, welches, selbst fortkriechend, auch die Zelle fortschiebt. Um Sicherheit zu erlangen, bedarf die Frage noch weiterer Untersuchung.

Functionen des extramembranösen Plasmas.

Nachdem ich in den vorhergehenden Abschnitten das extramembranöse Plasma vorwiegend in Bezug auf seine Beziehungen zum Dickenwachsthum der Membran ins Auge gefasst habe, möchte ich noch auf einige Gesichtspunkte hinweisen, die sich in anderer Beziehung desselben ergeben.

1. Wachsthum. Die Functionen, die ich dem extramembranösen Plasma zuschreibe, sind mannigfacher Art, doch verlaufen sie bei den drei besprochenen Gruppen nach denselben oder doch ähnlichen Grundtypen. Als oberste Aufgabe, die dem extramembranösen Plasma zukommt, fasse ich die Vermittelung des centri-

1) G. Klebs, „Bewegung und Schleimbildung bei den Desmidiaceen." Biol. Centralbl. 1885.

fugalen Dickenwachsthums der Membran auf. Ich übergehe diese hier, weil sie oben schon ausführlich behandelt ist.

2. Diffusion. Eine zweite Aufgabe für das extramembranöse Plasma besteht meiner Meinung nach in der Erleichterung der Diffusion. Die Mittel, die hierfür angewandt werden, sind wesentlich verschiedener Natur je nach den biologischen Verhältnissen, denen die betreffenden Formen angepasst sind.

a) Planktonformen. Die frei im Wasser schwebenden Formen folgen jeder Bewegung des Wassers. Jeder Wassertropfen, der sich z. B. durch Einfluss des Windes gegen andere verschiebt, führt die in ihm befindlichen Zellen mit sich fort, so dass diese lange Zeit in demselben Wassertropfen bleiben, also, wenn wir die nächste Umgebung ins Auge fassen, selbst bei bewegtem Wasser in einer sog. stehenden Wasserschicht sich befinden. Die Stoffe der durch die Zellen an ihrer Oberfläche ausgesaugten Wassertheile werden demnach nur langsam ergänzt. Das beeinträchtigt die Diffusion. Diesem Uebel kann begegnet werden, einerseits durch Vergrösserung der Oberfläche, andererseits, und in viel wirksamerer Weise durch Bewegung, sei es durch Verschiebung der Zelle im stehenden Wasser oder des Wassers bei stehender Zelle.

Die Vergrösserung der Oberfläche finden wir in hervorragendem Maasse bei den Planktondiatomeen[1]). Vergrösserung der Oberfläche ist gleichbedeutend mit Vergrösserung der Diffusionsfläche, und diese ist wiederum gleichbedeutend mit Erleichterung der Stoffaufnahme aus der Umgebung. Diese Erleichterung kann nun durch den extramembranösen Plasmatheil noch vergrössert werden.

Dass die Vergrösserung der Oberfläche noch eine andere Function zu erfüllen hat, nämlich als Schwebeeinrichtung zu dienen, habe ich schon am angeführten Ort dargelegt, hier ist nicht näher darauf einzugehen, doch ist es immerhin erwägenswerth, in wie weit auch hierbei das extramembranöse Plasma eventuell eine Rolle spielen kann. Für die Hochseepflanzen ist es wichtig, dass sie sich dauernd in den oberen von Licht durchstrahlten und mit Kohlensäure und Sauerstoff geschwängerten Wasserschichten aufhalten. Dies erreichen sie, indem sie das specifische Gewicht ihres Körpers möglichst dem des umgebenden Wassers, das in verschiedenen Meerestheilen verschieden ist, gleichbringen. Da aber die aufbauenden Bestandtheile des Zellkörpers meist schwerer, zum Theil

1) Vergl. F. Schütt, „Das Pflanzenleben der Hochsee." Kiel 1893, p. 15 u. f.

auch leichter sind als das umgebende Wasser, während nur wenige Körper dasselbe specifische Gewicht aufweisen dürften, so wird sich ein geringes Uebergewicht oder Untergewicht einstellen, je nach dem Ueberwiegen des einen oder anderen Körpers, welches die Zelle zum Auftreiben oder meistens zum Untersinken drängt. Dieser Bewegung wird nun, wie ich in meinem „Pflanzenleben etc." an Beispielen darlegte, durch eine solche Ausgestaltung der Zellform, dass sie bei der Bewegung möglichst grossen Widerstand im Wasser findet, entgegengearbeitet. Trotzdem wird immer noch die Tendenz bestehen. Ich habe nun l. c. p. 15 darauf hingewiesen, dass noch ein Stoff in der Zelle vorhanden sein müsse, der durch Vergrösserung oder Verringerung seiner Menge das specifische Gewicht der Zelle hebe oder senke, und ich vermuthete, dass dieses ein Stoffwechselproduct sei, das durch Umsetzung aus einem anderen, chemisch wahrscheinlich ähnlich constituirten aber mit anderem, specifischem Gewicht begabten entstehe, und in dieses nach Bedürfniss wieder zurückgebildet werden könne. K. Brandt[1]) hat nun die ebenso überraschende wie interessante Theorie aufgestellt und rechnerisch begründet, dass dieser fragliche Körper kein anderer sein könne, als die gewöhnliche im Meerwasser stets vorhandene Kohlensäure. Durch Aufnahme grösserer Mengen von Kohlensäure in die Vacuolenflüssigkeit wird das specifische Gewicht der Zelle herabgesetzt, ohne dass das osmotische Gleichgewicht in Bezug auf die umgebende Salzlösung gestört wird. Diese Theorie ist von Brandt für koloniebildende Radiolarien mit der Perspective ihrer Anwendbarkeit auch auf andere Planktonorganismen ausgesprochen. Ist sie für koloniebildende Radiolarien richtig, so dürfte sie auch zur Erklärung des Schwebens von Diatomeen und Peridineen anzuwenden sein. Auch für diese würde dann anzunehmen sein, dass sie, wenn durch einen energisch verlaufenden Stoffwechselvorgang, vielleicht in Stunden besonders kräftiger Assimilation, grössere Mengen schwerer Stoffe angehäuft worden sind, das dadurch erlangte Uebergewicht, das die Zelle aus den ihr zusagenden höheren Wasserschichten in die dunkle Tiefe versenken würde, durch Aufnahme grösserer Mengen von Kohlensäure ausgleicht. Die dazu nöthige Kohlensäure gewinnt sie durch Diffusion, ebenso wie die für den Assimilationsprocess nöthige Kohlensäure.

---

1) K. Brandt, „Ueber die Ursache des geringen specifischen Gewichtes der Vakuolenflüssigkeit bei Meeresthieren." Biolog. Centralbl. Bd. XV, 1895, p. 855.

Die Diffusion wird, wie oben ausgeführt, durch das Planktonleben erschwert, durch die Oberflächenvergrösserung erleichtert. Sollten Schädigung und Nutzen sich auch vielleicht in Bezug auf den Assimilationsprocess das Gleichgewicht halten, so sind doch für den Kohlensäure-Schwebeapparat grössere Mengen von Kohlensäure in vielleicht kürzerer Zeit nöthig, so dass eine Einrichtung zur Erleichterung der Diffusion wichtig sein kann. Hier würde wieder das extramembranöse Plasma berufen sein einzutreten.

Das zweite Princip der Erleichterung der Diffusion durch Erneuerung des umgebenden Wassers mittelst activer Bewegung im Wasser wird ganz allgemein von den Peridineen zur Anwendung gebracht, indem sie sich mit Hülfe der Geisseln durch das Wasser gewissermassen hindurchschrauben. Um Zurücklegung grösserer Wege handelt es sich dabei nicht, denn dem widerstrebt sowohl die gespreizte Form der Zelle als auch die schraubenförmige Bahn der Bewegung. Es werden in Wirklichkeit auch nur sehr geringe Strecken durchmessen. Es kann sich also weniger um Erreichung eines Zieles als um Bewegung überhaupt handeln, denn auch schon bei geringster Bewegung wird erreicht, dass die Zelle fortwährend in neue Wasserschichten kommt.

Von den Planktondiatomeen sind solche active Schwimmbewegungen nicht bekannt und doch glaube ich, dass sie über kurz oder lang gefunden werden müssen. Die Membran der frei schwebenden Diatomeen wird wenig auf Festigkeit in Anspruch genommen, damit im Einklang steht es, dass die am meisten typischen Planktonformen nur sehr schwache und zum Theil kaum verkieselte Membranen besitzen. Die kräftigen Leistenverdickungen, die ich oben erwähnte, finden sich vorwiegend bei den Grundformen, so haben z. B. die beiden Gattungen, die die Hauptmasse der Hochsee-Diatomeenflora ausmachen, *Rhizosolenia* und *Chaetoceras*, ganz dünne, glatte Membranen. Betrachtet man eine geglühte Zelle von *Rhizosolenia*, so findet man die dünne, sonst structurlose Membran mit äusserst feinen Punkten übersäet, die ich für nichts anderes halten kann als für Poren. Von Tüpfelbildung kann hier wohl kaum die Rede sein, und ob bei dieser dünnen Membran überhaupt ein centrifugales Dickenwachsthum stattfindet, scheint mir sehr zweifelhaft. Was sollen da die Poren? frage ich. Directe Vergrösserung der Diffusionsfläche durch Schaffung freier Plasmastellen mittelst der Porenöffnungen kann nicht in Frage kommen, da die Oeffnungsfläche zu klein ist, und da die dünne

Membran selbst der Diffusion kaum nennenswerthe Hindernisse bereiten kann. Plasma, das, aus den Poren hervortretend, sich über der Membran als Schicht verbreitete, würde die Diffusion auch nicht wesentlich vergrössern, weil dadurch die Plasmaoberfläche nicht vergrössert würde; die Diffusionsgrösse wird aber wesentlich durch die Plasmaoberfläche bestimmt, nicht durch die Membran. Eine Vergrösserung der Diffusionsfläche wird aber erzielt, wenn das Plasma sich nicht oder wenigstens nicht nur als Schicht ausbreitet, sondern in Form von Cilien oder Pseudopodien ausstrahlt. Wenn diese Plasmafäden in Bewegung sind, so kann dadurch eine Ortsbewegung der Zelle bewirkt werden. Ich glaube, dass diese Cilien resp. Ausstrahlungen des Plasmas vorhanden sind; sie experimentell nachzuweisen, wird eine wichtige aber schwierige Aufgabe für die Zukunft sein.

b) Grundformen. Auch der entgegengesetzte Weg führt zu demselben Ziel. Statt die Erneuerung des Wassers dadurch zu erreichen, dass die Zelle durch das Wasser gezogen wird, erreichen sie viele Diatomeen und ganz allgemein die Desmidiaceen dadurch, dass die Zelle festgelegt wird. Da dann die Zelle den Strömungen des umgebenden Wassers nicht folgen kann, so wird jede Bewegung des nie ganz stillstehenden Wassers neue Wassertheile an der Zelle vorbeiführen. Dass dieses die Diffusionsmöglichkeit in hervorragendem Maasse vergrössert, liegt auf der Hand. Vorzügliche Anpassungserscheinungen an diese Lebensbedingung sind die Stieldiatomeen und die Schlauchdiatomeen. Dass auch bei dieser Lebensweise das extramembranöse Plasma eine, wenn auch nur vermittelnde Rolle spielt, habe ich oben schon erörtert. Der Lebensgang der Peridineen ist noch wenig bekannt, dass aber auch bei ihnen die Fähigkeit und sogar eine gewisse Neigung zur Festheftung besteht, habe ich vorhin erwähnt. Ich möchte aber nicht behaupten, dass die Festheftung auch bei den Peridineen in erster Linie dem Zweck der Diffusionserleichterung dienen soll, vielmehr glaube ich, dass vorwiegend entwicklungsgeschichtliche Momente massgebend sind.

3. Beleuchtung. Die Desmidiaceen und ein Theil der Grunddiatomeen kriechen mit Hülfe der Bewegungsporen auf einem Substrat. Sie erhalten damit einen dreifachen Vortheil: stete Erneuerung der umgebenden Wasserschichten, einmal durch Festheftung, dann durch Eigenbewegung, und mit letzterer verbunden, die Fähigkeit günstige Beleuchtungsverhältnisse aufzusuchen. Dass

ihnen diese Fähigkeit zukommt, zeigt der Versuch mit in Wasser aufgeschwemmtem Bodenschlamm, der lebende Desmidiaceen oder Diatomeen enthält. Wenn man diesen in flachen Schalen dem Licht aussetzt, so sieht er gleich nach dem Absetzen des Schlammes grau aus, wird aber nach einiger Zeit grün oder braun, was dadurch bedingt wird, dass die im Schlamm vertheilten Zellen sich nach und nach an die Oberfläche emporgearbeitet haben. Dass auch Peridineen die Fähigkeit dem Licht zuzustreben, zukommt, habe ich[1]) durch einen Versuch bestätigt gefunden.

4. Parasitismus. Auf eine weitere Function, die das extramembranöse Plasma bei einzelnen Peridineen vielleicht noch hat, möchte ich, obwohl die Sache noch rein hypothetisch ist, doch schon hinweisen, weil durch sie die Erklärungsmöglichkeit gegeben wird zu einer für die Meeresbiologie höchst wichtigen, aber noch vollständig räthselhaften Erscheinung. Es giebt namentlich in der Sippe der Dinophyseen, aber auch bei anderen und selbst in der der Ceratieen, Arten, die vollständig frei von Chlorophyll sind. Sie finden sich vorwiegend im warmen Florengebiet. Die Ernährung dieser chlorophylllosen Arten ist bisher noch vollkommen räthselhaft. In holophytischer Weise können sie sich bei dem Mangel an Chlorophyll nicht ernähren. Gelöste organische Verbindungen dürften ihnen auf hoher See schwerlich in genügender Menge zur Verfügung stehen, um daraus ihren Körper aufzubauen, es scheint also nur die parasitische Lebensweise übrig zu bleiben. Aber wie sollen freischwebende, gepanzerte Zellen, vom Bau einer *Phalacroma*, *Amphisolenia*, *Citharistes*, *Ornithocercus* parasitiren? Ich weiss nur den einen Weg, dass sie mit Hülfe des pseudopodienartig ausgestreckten extramembranösen Plasmas andere Zellen von Planktonorganismen umspinnen, und deren lösliche Stoffe in sich aufnehmen. Ich denke dabei in erster Linie an kleine Hochseeflagellaten (Zooxanthellen?), auf deren Existenz ich schon 1892[2]) hingewiesen habe. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, dass auch gepanzerte Diatomeen und Peridineenzellen und selbst Radiolarien etc. angegriffen werden, freilich glaube ich nicht, dass sie das Innere ihrer Zellen aussaugen, aber das extramembranöse Plasma derselben dürfte ihnen zum Opfer fallen. Auch in dieser Beziehung nimmt die von mir schon oft citirte Art *Podolampas bipes* (vergl. Fig. 20—22) eine besondere

---

1) Schütt, „Studien" etc., p. 98.

2) F. Schütt, „Pflanzenleben der Hochsee." p. 37.

Stellung ein. Sie hat Chromatophoren, aber nur in geringer Menge und selten fand ich diese, wie es sonst bei den Peridineen üblich ist, an der Oberfläche zerstreut und flach ausgebreitet. Gewöhnlich waren sie um einen farblosen plasmatischen Theil zu einer Kugel oder zu einem Klumpen (Chromatosphäre)[1]) zusammengedrängt. Für die holophytische Ernährung scheint bei dieser Art weniger gut gesorgt zu sein wie bei anderen Arten, dafür kommt ihr, glaube ich, fakultativer Parasitismus, der bei günstiger Gelegenheit noch einen Zuschuss zu den selbst bereiteten Stoffen liefert, zu. Der mir früher zwecklos erscheinende dicke Strang von Amöboidalplasma, vergl. Fig. 20, Taf. VII, scheint mir ein Musterapparat für den gedachten Zweck zu sein. Wie an der Glaswand des Objectträgers wird sich die Zelle damit auch an der Wand einer Planktonzelle festheften können, vielleicht vermitteln auch die oben (Fig. 42, Taf. VIII) beschriebenen Fäden die erste Festheftung. Ist die Flagellaten-, Peridineen- oder Diatomeenzelle einmal gefangen, so wird sie von den Pseudopodien umsponnen und ausgesaugt oder es wird wenigstens, wenn es eine gepanzerte Form ist, das extramembranöse Plasma abgegrast. Dann wird das Pseudopodialplasma wieder in die Zelle zurückgezogen, Fig. 21 und 22, und damit die Zelle wieder freigegeben. Für alle Stufen dieses eigenthümlichen Vorgangs, mit Ausnahme des eigentlichen Aufsaugungsvorgangs sind schon durch das Verhalten der Zelle zur Glaswand des Objectträgers Vorbilder direct beobachtet worden. Da die typischen Planktonzellen niemals Gelegenheit haben, sich an einem anderen Substrat als an einer Planktonzelle festzuheften, so ist anzunehmen, dass die an ihr entdeckte eigenthümliche Fähigkeit zur Festheftung etc. auch nur dazu bestimmt ist, gegenüber einer Planktonzelle zur Anwendung zu kommen. Ich schliesse daraus, dass es bei fortgesetzter Beobachtung noch gelingen wird, Objecte zu finden, die den ganzen geschilderten Vorgang des Parasitismus direct unter dem Mikroskop verfolgen lassen.

Da vorhin constatirt wurde, dass die Fähigkeit des Festheftens bei den Peridineen weiter verbreitet ist, so wäre es nicht überraschend, wenn der facultative Parasitismus später auch bei Arten constatirt würde, die man jetzt noch für holophytisch halten muss.

---

1) Schütt, „Studien" l. c. p. 68.

Reizbarkeit und Sterblichkeit. Als Gegenstück zu dem vielseitigen Nutzen ist auch eine Schädigung der Zelle durch das extramembranöse Plasma anzuführen. Es wurde vorhin erwähnt, dass den Peridineen eine ausserordentliche Reizbarkeit zukommt. Als Endstadium des Reizzustandes sehen wir bei ihnen schon den Tod der Zelle eintreten unter Umständen (z. B. nach einfachem Uebertragen auf den Objectträger und kurzem Verweilen auf demselben), welche andere einzellige Pflanzen sehr gut vertragen. Diese abnorme Empfindlichkeit und Sterblichkeit schien mir früher unverständlich, jetzt glaube ich, dass der Schlüssel auch zu diesem Räthsel in dem extramembranösen Plasma zu suchen ist. Als typische Hochsee-Schwebepflanzen werden die Peridineenzellen nur äusserst selten in die Gefahr kommen, jemals im Leben mit einem festen Körper in Berührung zu kommen; bei ihnen konnte sich darum das extramembranöse Plasma mit verhältnissmässig geringer Gefahr entfalten, aber schon bei dem vorsichtigsten Uebertragen auf den Objectträger wird es, und damit auch die ganze Zelle, sehr leicht in Gefahr kommen, verletzt zu werden. Die übergrosse Reizbarkeit und Sterblichkeit sind als Folgen solcher Verletzungen leicht zu verstehen.

Die Diatomeen sind im allgemeinen weniger empfindlich, ich nehme an, weil mit weniger ausgebildetem und darum weniger verletzlichem, extramembranösem Plasma begabt, doch habe ich auch hierin einen Unterschied zwischen Grundformen und typischen Planktonformen gefunden. Während die lebenden Zellen der Grunddiatomeen relativ sehr unempfindlich sind, und ziemlich grobe Behandlung bei Uebertragung, Transport etc. ohne Schädigung ertragen, fand ich oft bei den Zellen der typischen Planktongattungen ohne bemerkbaren Grund tiefgreifende Störungen im Plasmakörper, die ich nur als Reizerscheinungen auffassen konnte, ohne einen Grund zu einer Reizung finden zu können.

Zuerst fand ich solche Reizzustände im Jahre 1885 bei Zellen von einer Art von *Chaetoceras*, später sah ich sie immer wieder, und nicht bloss bei den verschiedensten Arten der Gattung *Chaetoceras*, sondern auch bei den anderen typischen Planktonformen, namentlich bei einer Anzahl Arten der Gattung *Rhizosolenia*, die nächst *Chaetoceras* wohl diejenige Gattung ist, die am meisten an das Planktonleben angepasst ist. Der Vorgang verlief in durchaus typischer Weise; ich erkannte ihn als eine besondere Art Krank-

heitszustand, den ich „Reizplasmolyse“ nannte. Ich publicirte, obwohl die Sache für die Erkenntniss des Zellenlebens sehr interessant war, nichts darüber, weil ich noch immer vergeblich nach der Ursache der eigenartigen Wirkung forschte. Jetzt, wo ich der Lösung auf die Spur gekommen zu sein glaube, möchte ich den Vorgang wenigstens kurz skizziren, indem ich mir vorbehalte, später Genaueres darüber zu berichten.

Reizplasmolyse. Ein in einer grösseren Wassermasse aufgeschwemmter Planktonfang wird bald, nachdem er vom Meere gebracht ist, untersucht, indem mit der Pipette eine Probe aus dem grossen Sammelglas auf den Objectträger gebracht wird. Obwohl die mechanischen Störungen, denen die auf dem Objectträger befindlichen Zellen ausgesetzt waren, gering sind, und chemische Schädigungen nicht in Frage kommen, und von sonstigen Einwirkungen nur eine geringe Temperaturerhöhung und eine Steigerung der Lichtintensität zu constatiren sind, so zeigt doch eine Anzahl der Zellen von *Chaetoceras* resp. *Rhizosolenia*, an denen nicht die geringste Verletzung der Membran wahrzunehmen ist, einen Zustand, der an denjenigen erinnert, den man erhält, wenn man lebende Phanerogamenzellen in eine Lösung von Salpeter, von Zucker oder anderen osmotisch stark wirkenden Körpern einlegt: es löst sich der Plasmaschlauch zuerst von den Ecken der Zelle, dann von grösseren Strecken der Membran los und zeigt deutlich das Bestreben, sich zur Kugel abzurunden. Von einer solchen durch osmotische Processe erzeugten Plasmolyse kann hier keine Rede sein, da die Concentration des Wassers, in dem sich die Planktonzelle befindet, nicht geändert hat, ist doch die Zelle mit einem Theil des Meeres, in dem sie sich befand, auf den Objectträger übertragen worden, und eine Concentration desselben durch Verdunstung ist bei der Kürze der Zeit nicht zu befürchten. Trotzdem ist die typische Plasmolyse da. Was kann sie verursacht haben? Da keine osmotisch stärker wirkenden Stoffe vorhanden sind, ist nur Reizwirkung anzunehmen. Was aber soll diese verursacht haben? Die grössere Lichtintensität? Das ist nicht von vornherein abzuweisen. Jahre lang habe ich mir mit diesem Erklärungsversuch aushelfen müssen. Inzwischen suchte ich nach einem besseren. Diesen scheint mir nun das extramembranöse Plasma zu geben.

Bei den Grunddiatomeen hat, so nehme ich an, das aus den feinen Poren hervorkommende Plasma seine Hauptfunction vollbracht, wenn es das Dickenwachsthum der Membran vollendet

hat, und das besorgt es noch innerhalb der schützenden Schale der Mutterzelle; die anderen Functionen übernimmt nachher das Plasma der Bewegungsporen (Raphe und Pseudoraphe), das durch die eigenthümliche Form dieses Porus vor Verletzung gut geschützt ist. Die Folge ist, dass die Grunddiatomeen gegen mechanische Angriffe sehr gut geschützt und darum wenig empfindlich sind, wie dies auch für das Leben am Grunde nöthig ist.

Das Leben auf der Hochsee stellt weniger Anforderungen an mechanischen Schutz als das Leben am Grunde, hier konnte sich darum der primitivere Zustand, bei dem die feinen Poren noch alle Functionen in sich vereinigen, erhalten. Das hier dauernd wirkende extramembranöse Plasma wird beim Fangen auf das Netz stossen, es wird dabei sehr leicht verletzt, jedenfalls gereizt werden. Diesen Reiz beantwortet die Zelle mit Zurückziehen desselben in die Membran. Ist der Reiz stärker, so ist auch die Wirkung auf das Innenplasma stärker; die Zelle hält nicht mit dem einfachen Einziehen des Aussenplasmas inne, sondern zieht sich unter Ausstossung von Wasser noch von der Membran zurück: die Plasmolyse ist da. Ob die Reizplasmolyse wieder rückgängig gemacht werden kann, habe ich noch nicht beobachtet, doch möchte ich es vermuthen. Weitere Beobachtungen werden lehren, ob mit Recht. Sehr oft dagegen habe ich schon gesehen, dass die Reizwirkung so stark war, dass die Plasmolyse mit dem Tode der Zelle endete, obgleich keine Spur einer Verletzung der Membran sichtbar war.

Die ganzen Betrachtungen über die Function des extramembranösen Plasmas sind naturgemäss zur Zeit noch recht hypothetischer Natur und doch glaubte ich sie nicht unterdrücken, sondern sie unter dem Vorbehalt, dass es eben Hypothesen sind, geben zu sollen, weil sie dazu dienen, zerstreute Beobachtungen über specielle Einrichtungen aus einem gemeinsamen Gesichtspunkt aufzufassen, und weil selbst das, was sich bei weiterer Untersuchung als nicht haltbar erweisen sollte, dennoch Nutzen stiften kann, weil neue Gesichtspunkte neue Wege, die zu erforschen sind, eröffnen. Beim Verfolgen derselben wird unsere Kenntniss selbst dann vermehrt, wenn sich der zuerst vermuthete Weg als nicht gangbar erweisen sollte.

Schlussbetrachtung.

Beziehungen der Placophyten unter sich.

Die drei vorhin miteinander verglichenen Gruppen stehen sich sehr nahe. Die Aehnlichkeit spricht sich aus in verschiedenen Punkten:

1. Gleichartigkeit der Membran: Zusammensetzung aus Panzerstücken. 2. Gleichartigkeit der Membranverdickungen: centrifugalaufgesetzte Leistensysteme: Tüpfel. 3. Alle Membranen sind siebartig durchlöchert: Poren. 4. Die Poren dienen zum Austritt von Plasma nach aussen. 5. Die Functionen dieses Aussenplasmas sind analog.

Beziehungen der Placophyten zu höheren Pflanzen.

Werfen wir zum Schluss noch kurz einen vergleichenden Blick auf die Beziehungen der besprochenen Verhältnisse zu denen der höheren Pflanzen, so finden wir eine ganze Reihe von Verknüpfungspunkten.

1. Die localisirten Membranverdickungen weisen bei den besprochenen einzelligen Gruppen Complicationen auf, wie wir sie bei den zusammengesetzten Pflanzen, den Moosen, den Farnen, und selbst bei den Dauergeweben der Phanerogamen nicht in der Vollkommenheit wiederfinden. Von den Gefässkryptogamen an aufwärts in immer wachsender Vollkommenheit finden wir aber in den Tüpfeln und in den Hoftüpfeln Gebilde wieder, die in grösster Verbreitung, in grösster Mannigfaltigkeit und Vollkommenheit schon bei den erwähnten einzelligen Gruppen vorhanden waren. Der wesentlichste Unterschied besteht darin, dass diese Complicationen an den untersten Enden des Gewächsreiches centrifugal, an den obersten Spitzen centripetal angelegt werden.

Es ist ein eigenthümliches Bild, dass im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung des Gewächsreiches eine sehr hohe Organisationsstufe im Bau der Einzelzelle im weiteren Fortschreiten der allgemeinen Entwicklung wieder verloren geht, und mit einer kleinen Variante erst in den höchsten Stufen von einzelnen Zellen des Zellenstaates, partiell wenigstens, wieder erlangt wird, jedoch auch hier noch ohne vollkommen die Höhe der früher besessenen

Differenzirung wieder zu erreichen. Die einzelne Zelle verliert an Vollkommenheit, was der Zellenstaat gewinnt.

3. Zu den für die physiologische Auffassung des Pflanzenlebens wichtigsten neueren Entdeckungen auf anatomischem Gebiet gehört die Erkenntniss, dass der Plasmakörper der vielzelligen Pflanzen durch feinste Kanäle Fortsetzungen in die Membran hinein und durch sie bis in's Intercellulärgebiet schickt. Auch für diese wichtigste Errungenschaft der höheren Pflanzen, die erst verständlich macht, wie durch die Vereinigung vieler Einzelzellen ein Zellenstaat als Gesammteinheit entstehen kann, finden wir die Grundlage und das Vorbild schon in den vorhin betrachteten Verhältnissen der einzelligen Pflanzen. Das Plasma in den Poren ist hier wie da gleich, das Intercellulärplasma der Gewebe ist dem extramembranösen Plasma der Einzelligen homolog. Sogar die substanzielle Verbindung der intercellulären Plasmatheile der Nachbarzellen der Gewebe, findet sich als höchste Errungenschaft bei einzelnen Diatomeen schon vorgebildet. Bei der Koloniebildung von *Bacillaria paradoxa* treten die benachbarten Zellen mittelst des Bewegungsplasmas in unmittelbare substanzielle Verbindung. Ja, bei dieser Kolonie wird uns sogar die schnelle Fortleitung des Reizes von Zelle zu Zelle, wie wir sie bei *Mimosa pudica* staunend wahrnehmen, in nicht minder augenfälliger Weise vorgeführt.

So können wir denn, wenn wir die Differenzirung der Zelle in dem Werdegang des Gewächsreichs ins Auge fassen, sagen, dass auch die der letzten und höchsten Stufen nichts principiell Neues enthalten, sondern nur Modificationen des Alten bieten.

Figuren-Erklärung

zu Tafel VI, VII, VIII.

Fig. 1—3. Schema des centrifugalen Dickenwachsthums.

Fig. 4. *Ceratium tripos* Nitzsch. Stück eines Hinterhorns mit Stacheln und Versteifungsleisten. 720 : 1.

Fig. 5. *Ceratium tripos* Nitzsch. Stück eines Vorderhorns mit zusammenhängender Leiste, die durch Stacheln gestützt ist. 720 : 1.

Fig. 6. *Ceratium tripos* Nitzsch. Var. Stücke eines Hinterhorns mit schiefen Poren und Membranschichtung. 1000 : 1.

Fig. 7. *Ornithocercus magnificus* Stein. Linke Membranhälfte. Gebogene Flügelleisten. 280 : 1. *A*. Am Rand der oberen neuentstehenden secundäre Rippen. *b*, *a* primäre Rippen.

Fig. 8. *Ceratium tripos* Nitzsch. Schema des Verhaltens der Membran in polarisirtem Licht.

Fig. 9. *Ceratium tripos* Nitzsch. Einige Platten der Membran mit Wurzel des rechten Hinterhorns mit Andeutung der Poren und Verdickungsleisten in Flächenansicht. Rechts porenloser Falzrand. 720 : 1.

Fig. 10. *Peridinium spinosum* Schütt. Optischer Längsschnitt der Membran mit zwei Hinterstacheln. Bei *a* Andeutung der Poren in Querschnittsansicht

Fig. 11. *Ornithocercus splendidus* Schütt. Zellkörper, nur im Umriss angedeutet, mit relativ sehr grossen, schirmartigen Flügelleisten, mit radialen Verdickungsleisten, die netzartig miteinander anastomosiren.

Fig. 12. *Ornithocercus magnificus* Stein. Optischer Längsschnitt der Membran. Poren nicht gezeichnet. *A* und *B* optischer Längsschnitt der Querflügelleisten *C* und *D* die Längsflügelleisten in Flächenansicht mit verzweigten Verstärkungsrippen. 370 : 1.

Fig. 13—16. *Podolampas bipes* Stein. Zellumriss mit extramembranösem Plasma in Bläschen und Häutchen. 340 : 1.

Fig. 17. *Phalacroma doryphorum* Stein. Poren und Poroiden der Membran in Flächenansicht.

Fig. 18. *Peridinium Hindmarchii* Murr & Whitt. Stück einer Membranplatte mit Verdickungsleisten und Poren. 550 : 1.

Fig. 19. *Podolampas bipes* Stein. Umriss der Zelle in schiefer Lage mit extramembranösen Bläschen und Fäden. 375 : 1.

Fig. 20—22. *Podolampas bipes* Stein. Mit Pseudopodial-, Amöboidalplasma. Aufeinander folgende Stadien derselben Zelle. Einziehen des extramembranösen Plasmas. 330 : 1.

Fig. 23—35. *Cyclotella socialis* Schütt. Membranfäden, extramembranöses Plasma und Schleim. 550 : 1.

Fig. 36. *Tabellaria fenestrata (Lyng.)* Kütz. Koloniefragment. *A* gewöhnliches, *B* Gallertpolster mit Trennungsfurche zwischen dem Antheil jeder Zelle.

Fig. 37. *Cyclotella socialis* Schütt. Kolonie mit Membranfäden. 500 : 1.

Fig. 38. *Ceratium tripos* Nitzsch. Optischer Durchschnitt von einem Stück des Vorderhorns. 2200 : 1. Zeiss Imm. 2,0, Oc. 12. Fixirung Hermann'sche Lösung Färbung Safranin, in Xylol. *C D* Plasmakörper geschrumpft und von der Wand *A B* und *A' B'* zurückgezogen. Verbindungsfäden zu den Poren, in den Poren, Plasmaknöpfchen vor den Poren.

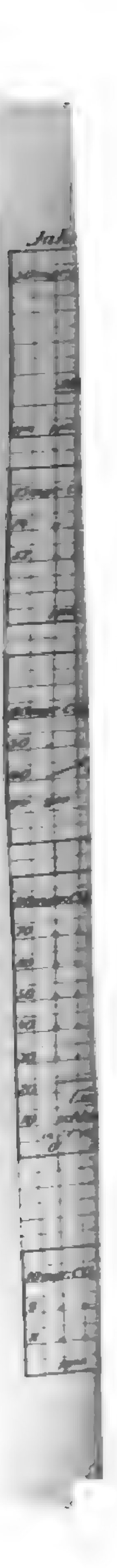
Fig. 39. *Ceratium furca* Dujard. Optischer Durchschnitt eines Stückes vom Rande einer Zelle. Vergr. 1650 : 1. Zeiss Imm. 2,0, Oc. 8. Fixirung Flemming-sche Lösung in Glyceringelatine. *A B* Membran mit Poren. *C* Rand des contrahirten Plasmakörpers mit Fäden nach den Poren.

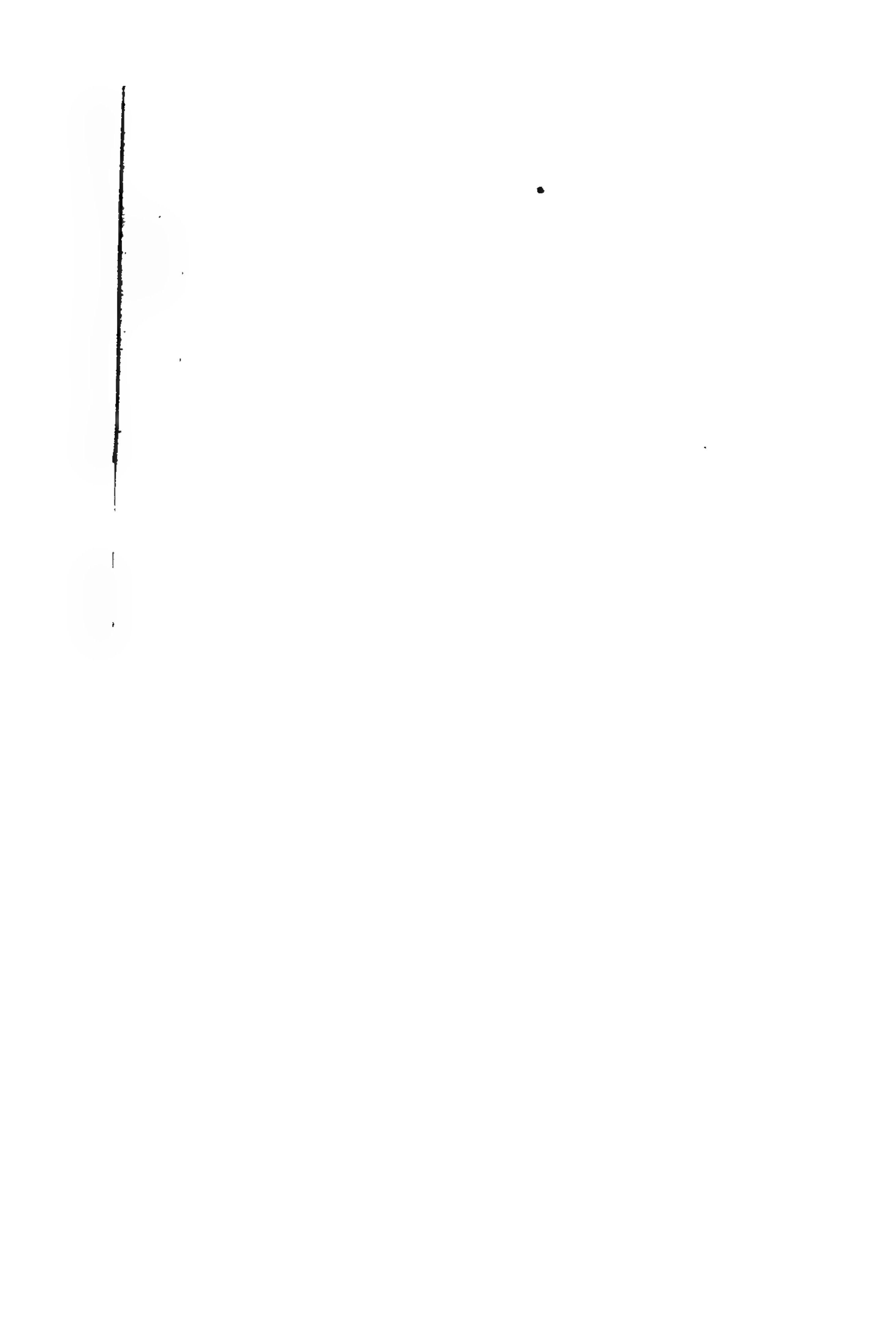
Fig. 40. *Cyclotella socialis* Schütt. Schalenansicht einer Zelle nach einer photographischen Aufnahme. 1300 : 1.

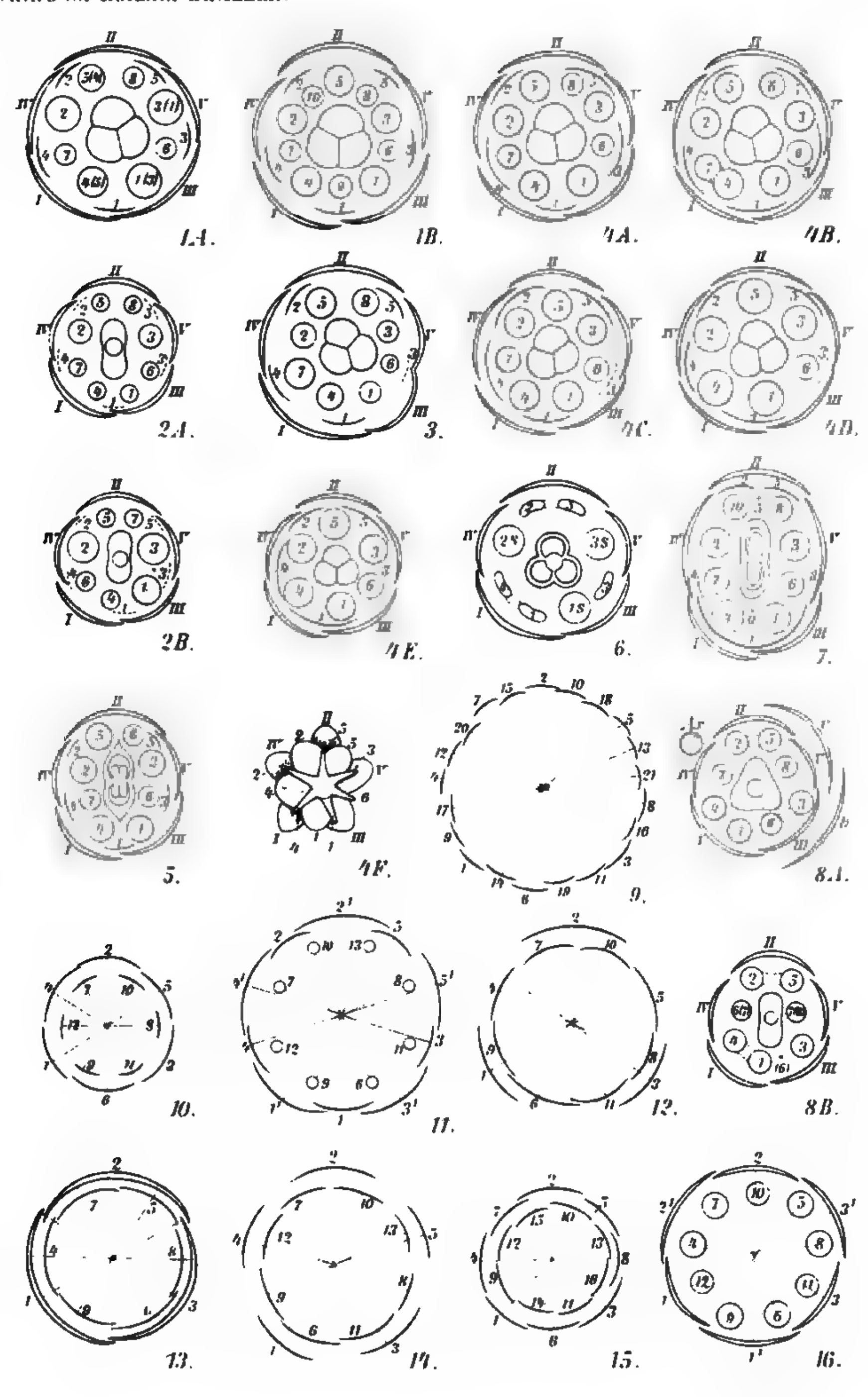
Fig. 41. *Ceratium furca* Dujard. Hinteres Ende einer Zelle. Nur der Zellumriss und die extramembranösen Fäden sind gezeichnet. 550 : 1.

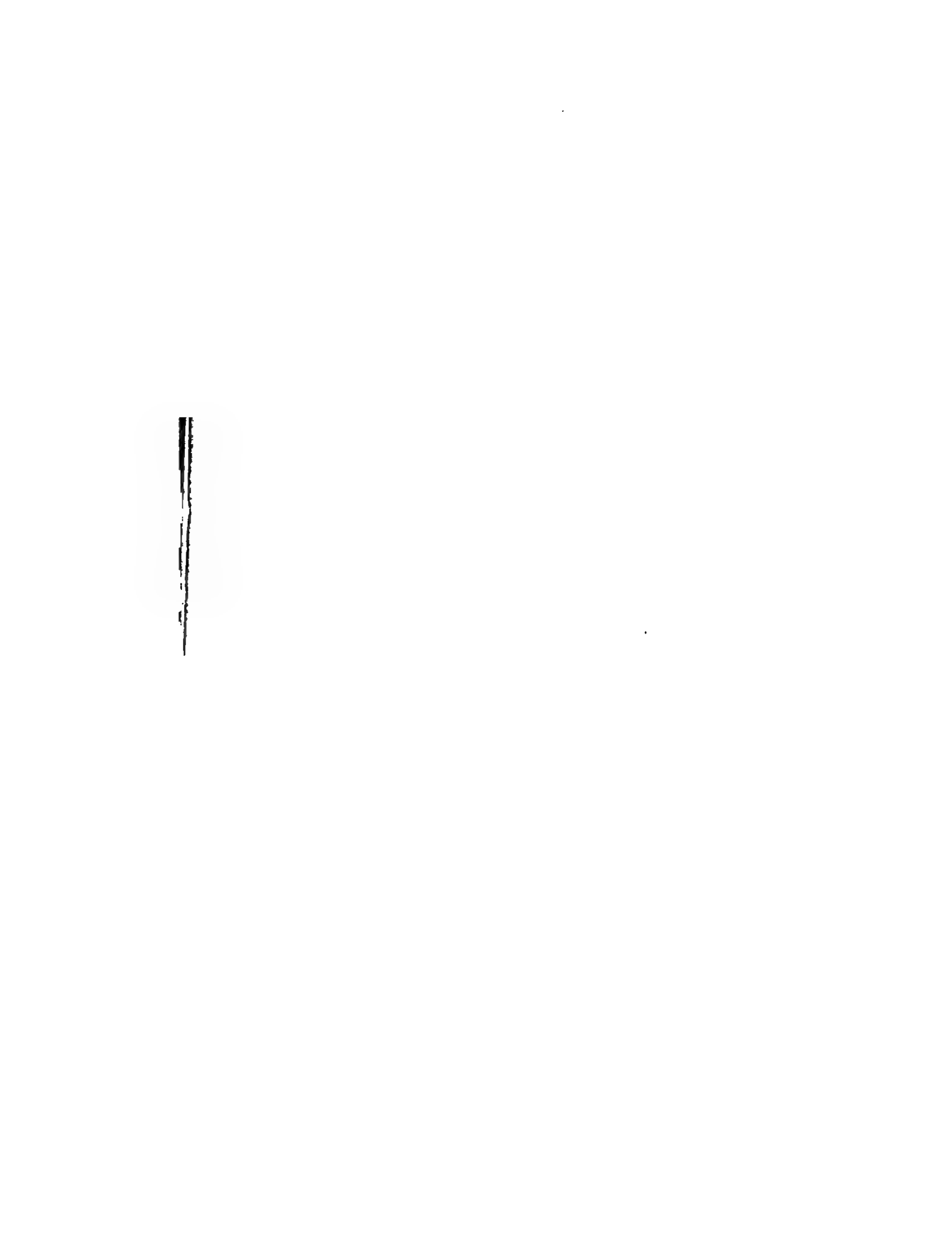
Fig. 42. *Podolampas bipes* Stein. Zellumriss und extramembranöse Theile. 500 : 1.

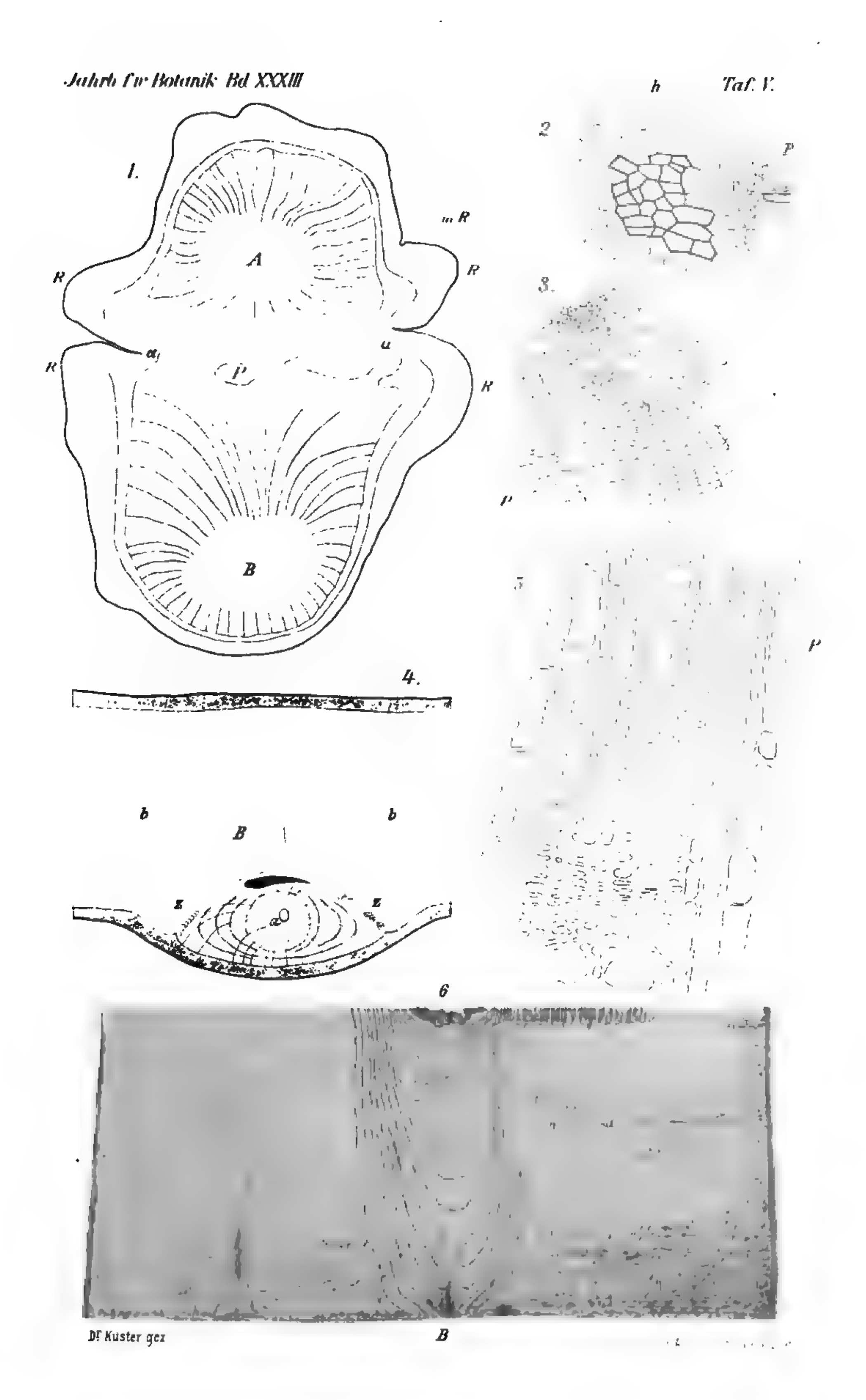
Druck von E. Buchbinder in Neu-Ruppin

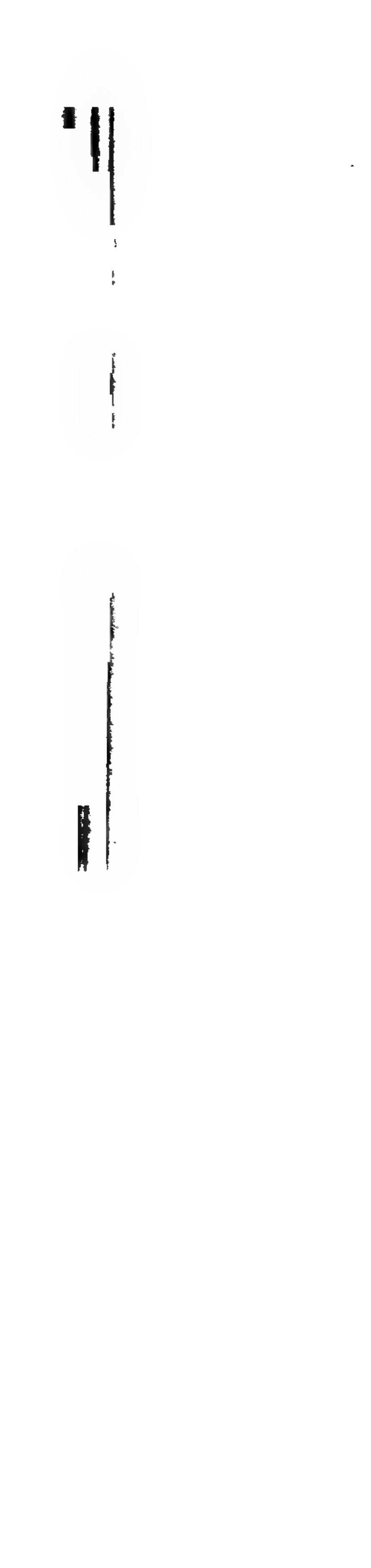


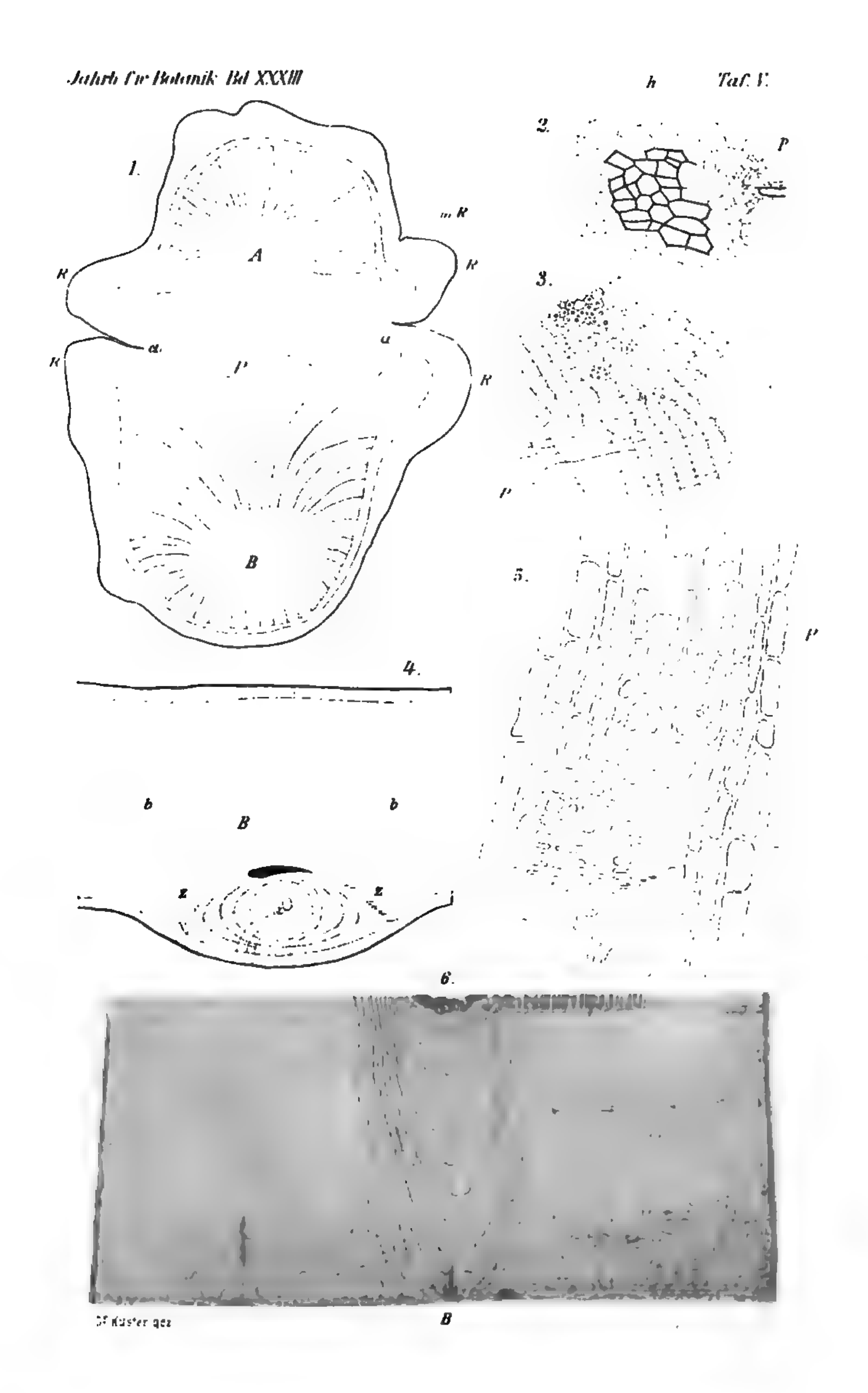




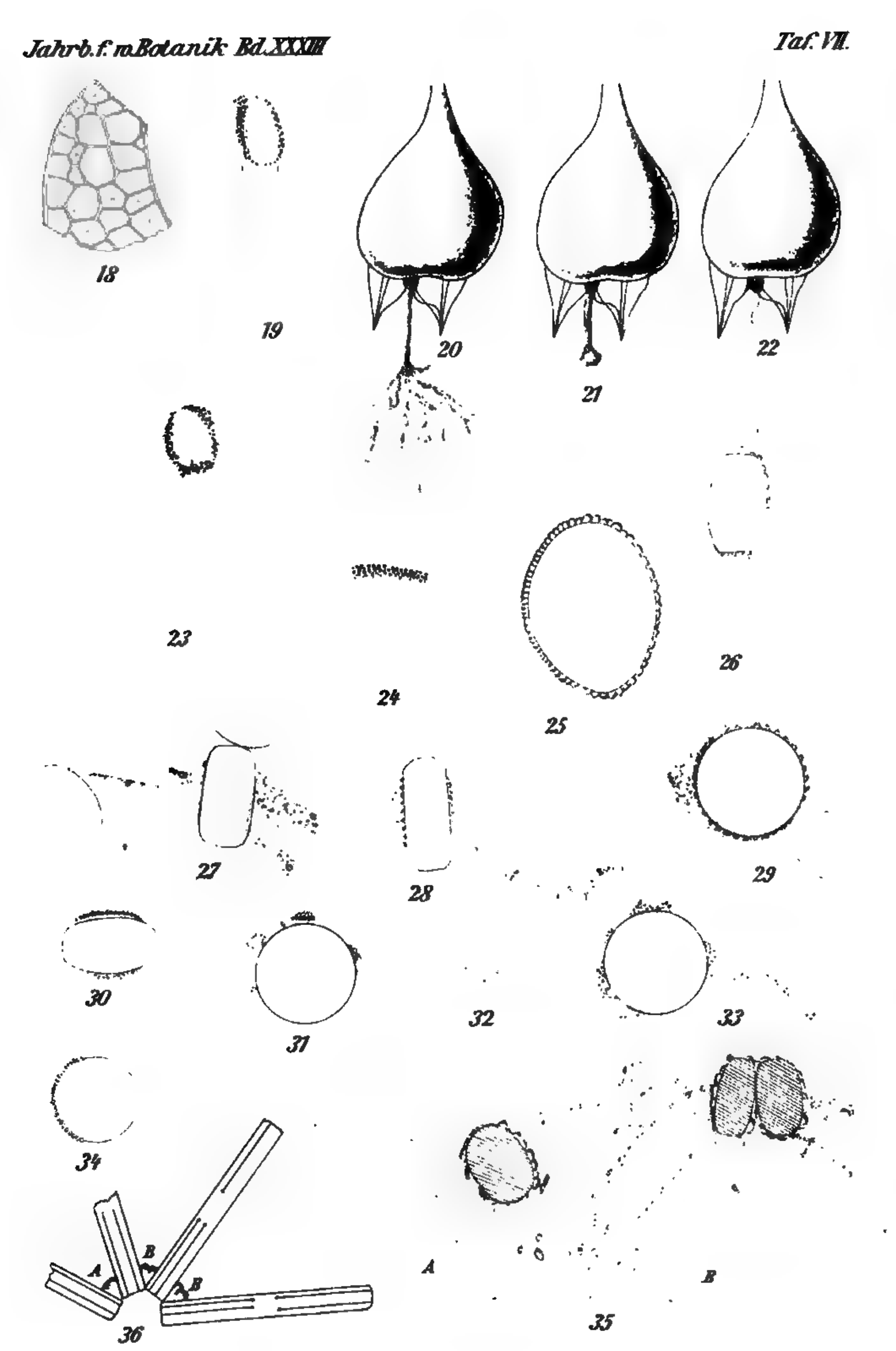



1.
A
B
R
m R
a
a_1
p
2
P
h
3.
4.
5
6
b
B
b
z
z
Dr. Kuster gez.

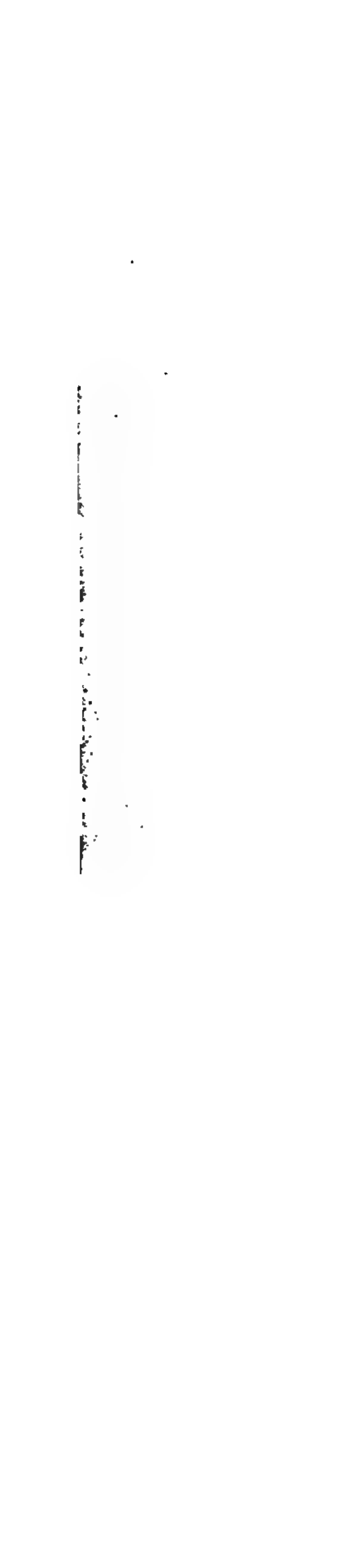


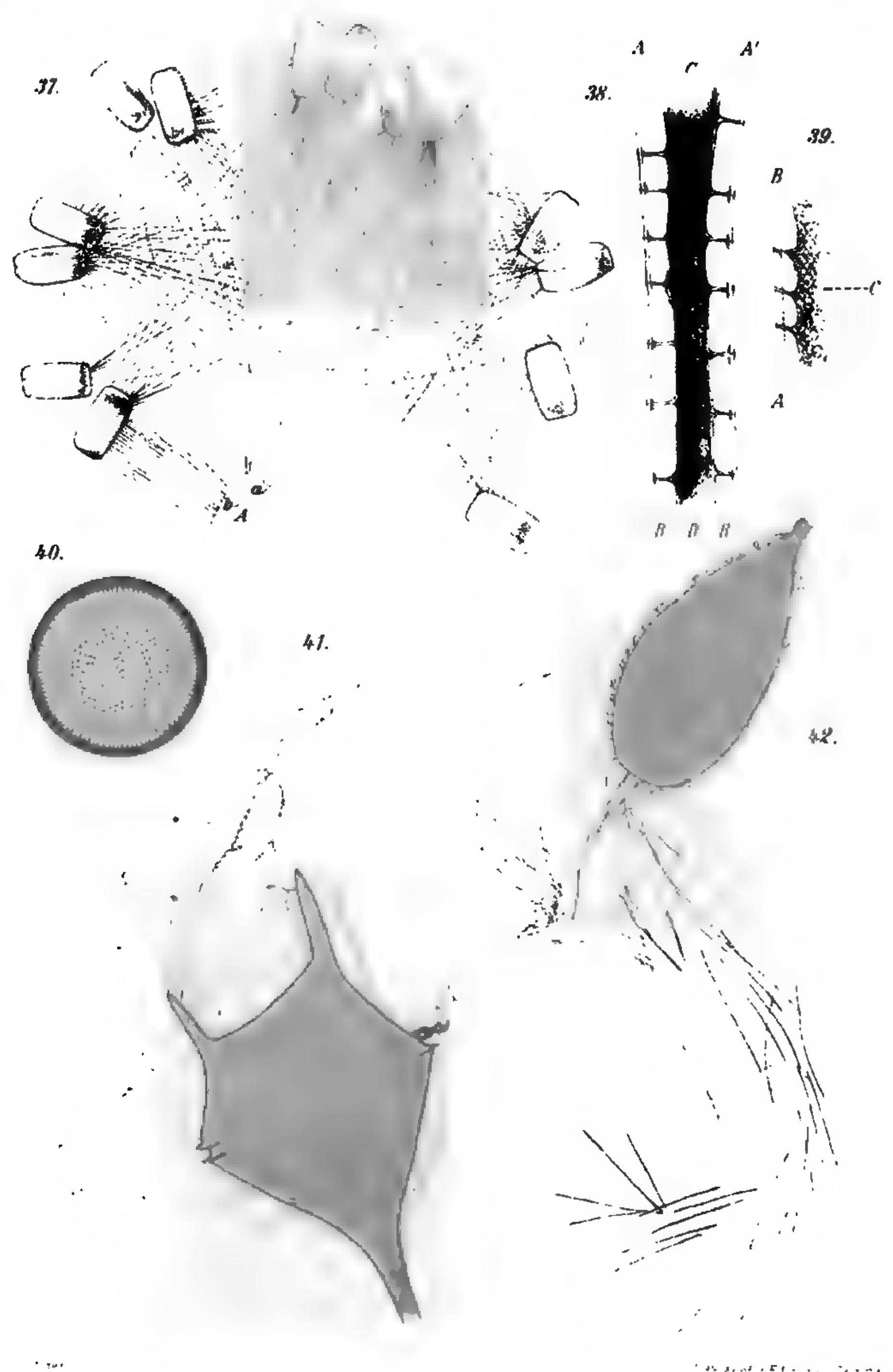


E Küster gez.



Schütt gez. Lith. Anst. v. F. A. Funke, Leipzig




37.
a
A
38.
A
C
A'
B B B
39.
B
C
A
40.
41.
42.



